KREUZUNGSUNTERSUCHUNGEN

AN

HAFER UND WEIZEN

VON

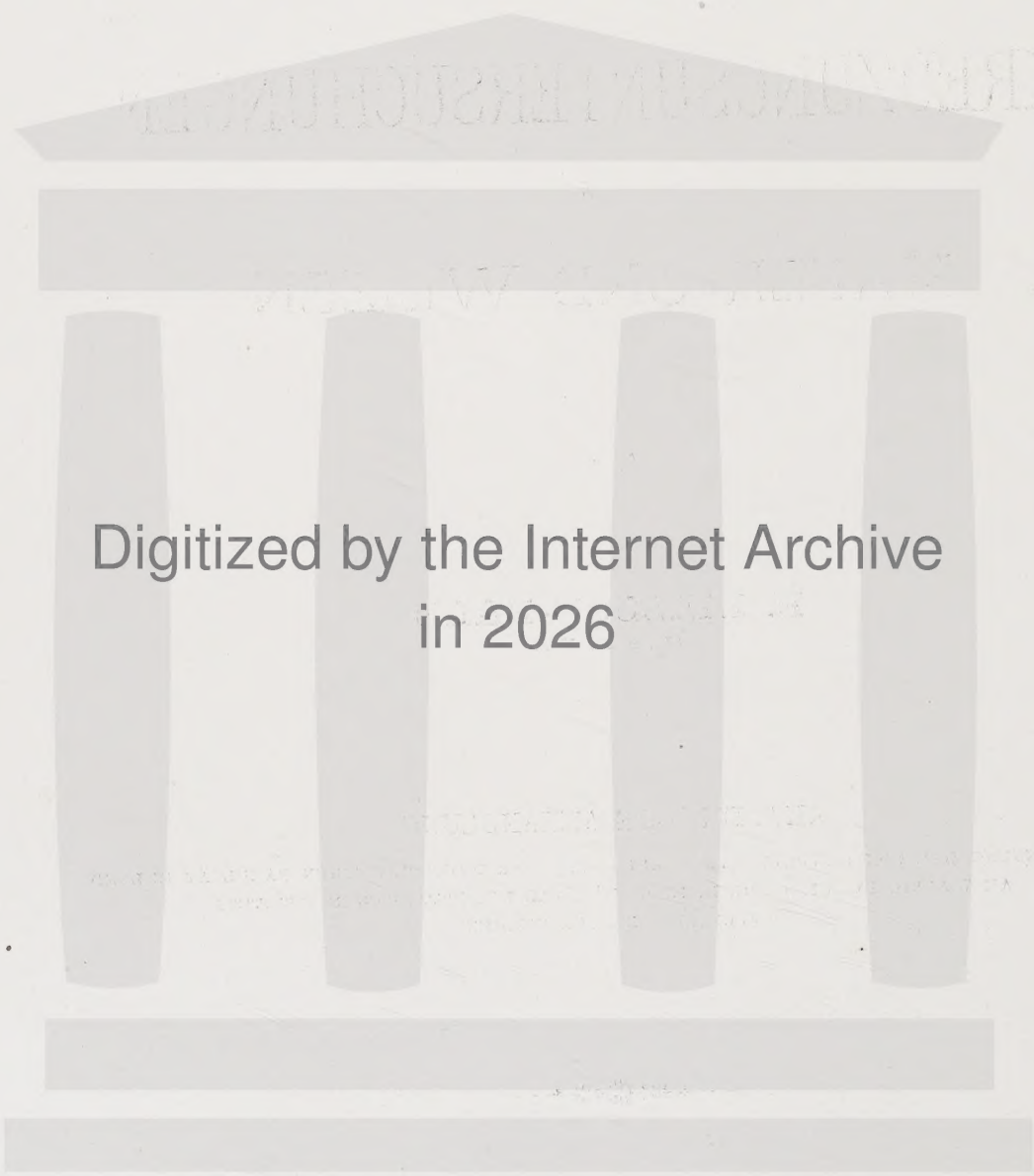
H. NILSSON-EHLE
LIC. PHIL., Mlm.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

AKADEMISCHE ABHANDLUNG

ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE MIT GENEHMIGUNG DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT IN LUND AM 7 APRIL 1909 UM 4 UHR N. M. IM HÖRSAAL DES BOTANISCHEN INSTITUTS ÖFFENTLICH ZU VERTEIDIGEN.

LUND 1909
HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553402_0015

Einleitung.

Die Untersuchungen, welche den Gegenstand dieser Abhandlung bilden, sind bei der Saatzuchtanstalt »Sveriges Utsädesförening», Svalöf, ausgeführt und fingen im Jahre 1900 an. In jenem Jahre wurden in Svalöf 14 Haferkreuzungen gemacht, deren Verhalten später von mir untersucht worden ist. 1902 konnten die Spaltungszahlen der zweiten Generation ermittelt werden. Gewisse von diesen Kreuzungen wurden im nächsten Jahr in die dritte Generation vollständig verfolgt, indem nämlich das Verhalten sämtlicher Pflanzen der zweiten Generation durch Fortpflanzung jedes Individuums auf einer separaten Parzelle in der dritten Generation untersucht wurde; in den Jahren 1904—1908 wurde das Verhalten einer grösseren oder geringeren Zahl von Pflanzen der vierten und folgenden Generationen geprüft. 1903 wurden 10 neue Haferkreuzungen gemacht, von denen sämtliche in der zweiten Generation (1905), einige auch in der dritten und den folgenden Generationen untersucht worden sind. 1905 und 1906 wurden die Kreuzungsarbeiten noch erweitert. Im trocknen Sommer des Jahres 1905 misslangen jedoch die Bastardierungen beim Hafer zum grössten Teil; es wurden 24 Kreuzungen zwischen verschiedenen Sorten ausgeführt, aber nur bei 3 gelang die Befruchtung, bei den übrigen trockneten die Fruchtknoten nach der Bestäubung ein, und es entwickelten sich keine Körner. Die genannten drei Kreuzungen sind jetzt bis in die dritte Generation untersucht worden. Im Jahre 1906 gelang dagegen die künstliche Befruchtung gut; es wurden dann mehr als 30 Kreuzungen zwischen verschiedenen Sorten gemacht, von denen die meisten Körner (eines oder mehrere) entwickelten. Bei 23 derselben wurde voriges Jahr die Spaltung der zweiten Generation untersucht. In den beiden letzten Jahren ist wieder eine grosse Zahl von neuen Haferkreuzungen gemacht worden, welche jedoch, da die zweite Generation bis jetzt nicht untersucht worden ist, hier nicht behandelt werden sollen.

Beim Winterweizen war schon im Jahre 1898 eine Anzahl von Kreuzungen gemacht worden, deren zweite Generation im Jahre 1900, wo ich meine Arbeiten an Hafer und Weizen in Svalöf anfing, angebaut wurde. Es wurden dann die Spaltungszahlen der zweiten Generation für gewisse Merkmale, wie Farbe und Be-

haarung der Ähren, festgestellt. [1]) In den folgenden Jahren wurden Untersuchungen über die dritte und folgenden Generationen gemacht. In den Jahren 1903 und 1905 wurden 5 bezw. 25 neue Winterweizenkreuzungen ausgeführt, von denen einige bis in die dritte Generation vollständig verfolgt worden sind. In den beiden letzten Jahren sind die Kreuzungsarbeiten an Winterweizen noch mehr erweitert worden.

Die im folgenden besprochenen Sommerweizenkreuzungen wurden grösstenteils im Jahre 1899 ausgeführt, und die zweite—dritte Generation derselben in den Jahren 1901—1902 untersucht. Eine neue Reihe von Kreuzungen wurde im Jahre 1906 angefangen, und die Spaltungszahlen der zweiten Generation derselben wurden voriges Jahr (1908) ermittelt.

Eine kurze Darstellung über die Ergebnisse der Kreuzungen habe ich voriges Jahr gegeben. [2])

Die Kreuzungen sind selbstverständlich hauptsächlich zu praktischen Zwecken ausgeführt worden. Das Ziel war, die Eigenschaften der jetzt gebauten Sorten in immer besserer Weise zu vereinigen. Die gemachten Kreuzungen wurden aber gleichzeitig vom theoretischen Gesichtspunkte aus untersucht, da ein näherer Einblick in die Formenbildung indirekt natürlich von der grössten Bedeutung für das praktische Züchtungsstreben sein muss.

Im Jahre 1900 wurde bekanntlich die Mendelsche Entdeckung der Gesetzmässigkeit in der Vererbungsweise der Bastarde von de Vries, Correns und v. Tschermak bekannt gemacht. Es wurde daher bei Untersuchung der zweiten Generation der Winterweizenkreuzungen im Jahre 1900 versucht, das Verhalten der verschiedenen formentrennenden Merkmale nach Zahlenproportion zu ermitteln.

Bei gewissen Merkmalen bot dies keine Schwierigkeit. Kreuzungen z. B. zwischen behaarten (an den Ähren) und unbehaarten Sorten gaben in der zweiten Generation reine Aufspaltung in behaarte und unbehaarte Individuen, und zwar deutlich nach dem Mendelschen Gesetze (3 behaart : 1 unbehaart). Auch die Ährenfarbe zeigte reine Spaltung. Bei Kreuzungen zwischen braun- und weissährigen Sorten wurden die Individuen der zweiten Generation entweder braun- oder weissährig. Das Verhältniss 3 : 1 konnte jedoch nicht immer erkannt werden; in gewissen Fällen waren die braunährigen Individuen viel zu zahlreich. Es stellten sich also gleich Ausnahmen von der Mendelschen Regel heraus, und es entstand dann die Frage, wie solche Ausnahmen erklärt werden könnten.

In Bezug auf andere Merkmale, z. B. Ährentypus, musste man aber überhaupt darauf verzichten, die Spaltung in der zweiten Generation durch Zahlen auszudrücken, denn es konnte hier keine reine Aufteilung in die beiden Typen der Elternformen konstatiert werden. Auch eine Aufteilung in Elternformen und intermediäre Formen, wobei die letzteren nach der Formel 1 : 2 : 1 sich in doppelt

---

[1]) Ein Teil dieser Zahlen wurde schon 1901 von v. Tschermak veröffentlicht. Über Züchtung neuer Getreiderassen mittelst künstlicher Kreuzung. Zeitschr. f. das landwirtsch. Versuchswesen in Österreich 1901, p. 1029.

[2]) Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen. Botan. Notiser 1908, p. 257—294.

grösserer Anzahl als die Elternformen vorfinden sollten, konnte nicht mit Sicherheit gemacht werden, denn die Ährentypen gingen oft allmählich ineinander über, und die reinen Elterntypen waren meistens viel seltener, als sie bei einer gewöhnlichen einfachen Spaltung sein sollten.

Ebenso schwierig zeigte es sich, die Spaltung von allerlei Grössenmerkmalen oder physiologischen Eigenschaften mit den Mendelschen Gesetzen in Einklang zu bringen.

Nur die weitere Prüfung der dritten und folgenden Generationen hat nach und nach die offenbar oft ungemein verwickelten Spaltungsverhältnisse bis zu einem gewissen Grade aufklären können.

Dass aber überhaupt eine Spaltung der verschiedenen formentrennenden Merkmale stattfindet, dass die Merkmale also nicht schon von der ersten Generation ab konstant bleiben, ist dagegen eine Tatsache, die sich relativ leicht hat konstatieren lassen.

Z. B. bei Kreuzung gross- und kleinkörniger Formen wird die zweite Generation ein Gemisch von Individuen mit verschiedener Korngrösse. In ähnlicher Weise verhalten sich alle erblichen Grössendifferenzen, z. B. Differenzen an Höhe der Pflanzen, Breite der Blätter, Länge der Spelzen u. s. w. Aus Kreuzungen von Weizenformen von verschiedener erblicher Winterfestigkeit lassen sich mehr und weniger winterfeste Formen wieder ausdifferenzieren u. s. w. Überhaupt sind wohl bei den Getreidearten keine Merkmale innerhalb der Art sicher bekannt, bei denen eine Spaltung nicht stattfindet.

Bei vielen Merkmalen tritt die Spaltung besser hervor, wenn die Individuen der zweiten Generation auf verschiedenen Parzellen vermehrt werden, so dass die Nachkommenschaft jedes einzelnen Individuums eine Gruppe für sich bildet. Bezüglich geringerer quantitativer Unterschiede wird man wohl überhaupt erst auf diesem Wege die Spaltung, die in der zweiten Generation stattgefunden hat, mit einiger Sicherheit beurteilen können. Der Grad derselben erblichen Eigenschaft einer Form, wie z. B. der Höhe, kann nämlich je nach den wechselnden Lebensbedingungen bei verschiedenen Individuen ziemlich stark schwanken. Besser ernährte Individuen werden kräftiger, höher, zeigen grössere Ähren u. s. w. Auch andere Eigenschaften wie z. B. Grösse der Körner, Länge der Spelzen, Begrannungsfrequenz beim Hafer, Winterfestigkeit, Grad von Resistenz gegen Gelbrost u. s. w. fluktuieren, oft sogar sehr beträchtlich, unter dem Einflusse wechselnder äusserer Bedingungen. Da für die verschiedenen Pflanzen auch desselben kleinen Beetes die äusseren Verhältnisse niemals ganz gleich werden können, wird man stets eine grössere oder geringere Fluktuation bei den verschiedenen Eigenschaften bekommen, welche das Untersuchen der Spaltung in der zweiten Generation oft ungemein erschwert oder geradezu unmöglich macht. Erst wenn man eine Gruppe von Individuen hat, die einen Durchschnittswert für die betreffende Eigenschaft liefern können, lässt sich der störende Einfluss der Fluktuation bis zu einem gewissen Grad beseitigen. Aus dem Verhalten der Parzellen dritter Generation wird man also bessere Schlüsse über die in der zweiten Generation stattgefundene Spaltung ziehen können.

Im Jahre 1901 konnte die Spaltung von Winterfestigkeit beim Weizen an der dritten Generation sehr deutlich beobachtet werden, indem gewisse Parzellen derselben Kreuzung viel stärker auswinterten als andere. Es zeigte sich auch gleich, dass die Winterfestigkeit unabhängig von anderen Eigenschaften, wie Ährentypus, Behaarung, Begrannung, Kornfarbe u. s. w. spaltete, ebenso wie alle diese Eigenschaften gegenseitige Unabhängigkeit deutlich zeigten. Im Jahre 1904, wo eine Anzahl von Parzellen fünfter Generation angebaut wurde, trat der Gelbrost auf gewissen Parzellen derselben Kreuzung stark auf, während andere in unmittelbarer Nähe wachsende Parzellen verschont blieben. Auch der Grad von Gelbrost zeigte keinen Zusammenhang mit den morphologischen Eigenschaften. Es stellte sich also die gegenseitige Unabhängigkeit einer immer grösseren Anzahl von Eigenschaften heraus. Auch z. B. in Bezug auf Wachsüberzug an den vegetativen Teilen, Breite der Blätter, Stellung der Blätter und Ähren, Höhe des Halmes, Lagerfestigkeit, kurz gesagt alle diejenigen Eigenschaften, welche zusammen den charakteristischen Habitus der Sorten aufbauen, waren die verschiedenen Parzellen derselben Kreuzung oft einander sehr deutlich ungleich. Es entstanden ferner regelmässig neue Ährentypen, die von denjenigen der Eltern mehr oder weniger deutlich verschieden waren, was übrigens nicht merkwürdig erscheint, da der Ährentypus offenbar kein einheitliches Merkmal darstellt, sondern von mehreren, wenigstens zum Teil von einander unabhängigen Merkmalen, wie Länge der Ährenspindel, Zahl von Ährchen an einer gewissen Ährenlänge (Ährendichte), Breite der Ährchen, Länge und Form der Spelzen u. s. w. bedingt wird. Es zeigte sich also, dass die Eigenschaften der Eltern in den verschiedenartigsten Weisen zu neuen Formen kombiniert werden konnten.

1903 wurde die dritte Generation (268 Parzellen) zweier Haferkreuzungen untersucht, und es ergab sich auch hier deutliche Spaltung aller formentrennenden Merkmale ebenso wie deutliche gegenseitige Unabhängigkeit vieler Merkmale, wie Farbe der Spelzen, Begrannung der Ähren, Länge der Deckspelzen, Rispentypus u. s. w. Es zeigte sich aber auch, z. B. dass gewisse Parzellen entschieden schwächere oder stärkere Begrannung, andere Parzellen auffallend kürzere Deckspelzen als beide Eltern besassen; es entstanden also andere Abstufungen dieser Eigenschaften als diejenigen der Eltern. In Bezug auf Rispentypus entstanden neben den Elterntypen intermediär-konstante oder andere abweichende Typen u. s. w. Die Kornform, welche ein ausgezeichnetes formentrennendes Merkmal ist, wird von der Länge der Blütenspelzen, aber auch von der Grösse und Form der von den Spelzen eingeschlossenen Frucht bedingt. Es zeigte sich nun, dass die Länge der Spelzen nicht parallel mit der Korngrösse variierte. Von den verschiedenen Abstufungen der genannten Eigenschaften können also viele Kombinationen, viele Kornformen gebildet werden. Dadurch, dass neue Abstufungen der Eigenschaften entstehen, werden natürlich die Kombinationsmöglichkeiten weit zahlreicher, und die Vielförmigkeit in der Descendenz nach einer Kreuzung noch viel grösser. Schon bei einer solchen vollständigen Verfolgung einer Kreuzung bis in die dritte Generation wird man

eine ziemlich klare Vorstellung davon bekommen, wie ausserordentlich viele neue Kombinationen in der Tat gebildet werden.

Die in letzterer Zeit mehrmals erörterte grosse Vielförmigkeit bei den Getreidearten wird durch solche Erfahrungen bei Kreuzungen in ein anderes Licht gestellt. Wenn alle formentrennenden Merkmale spalten, dann sind ja die vielen konstanten erblichen Formen (Elementararten, Lebenstypen, Biotypen, Pedigreesorten, oder wie man sie nennen mag), die bei den betreffenden Getreidearten unterschieden werden können, nur als verschiedene Kombinationen einer relativ geringen Zahl von einmal entstandenen selbständigen Elementareigenschaften anzusehen. Nach Mendel weiss man ja, dass schon bei 10 verschiedenen Merkmalspaaren 1024 konstante Kombinationen (konstante Formen, Elementararten) möglich sind, und bei 20 Merkmalspaaren sind über eine Million solche konstant bleibende Verbindungen denkbar. Die Mendelsche Entdeckung hat somit die bekanntlich oft überaus grosse Variation innerhalb der Species bis zu einem gewissen Grad erklären können. Die erblichen Kleinformen oder Elementararten bei den Getreidearten bezeichnen somit freilich die »systematischen Einheiten», die Sippen untersten Ranges, aber sie bezeichnen keineswegs selbständig entstandene Formen in dem Sinne, wie die eigentlichen Elementararten nach der Terminologie de Vries' in seiner Mutationstheorie es tun sollten, sondern, wie gesagt, nur verschiedene konstante Kombinationen einer relativ geringen Zahl von selbständigen Elementareigenschaften. Wie charakteristisch in ihrem ganzen Aufbau die erblichen Kleinformen der Getreidearten auch sein mögen, und wie konstant und treu sie den ihnen einmal gegebenen Typus bei fortgesetztem Anbau von Generation zu Generation auch behalten, so lehren doch Kreuzungen zwischen verschiedenen solchen Kleinformen, dass sie stets Komplexe von vielen selbständigen Eigenschaften sind, die eben durch ihr Zusammentreten den charakteristischen Gesammttypus (den charakteristischen Habitus, Rispen- und Ährenbau, Kornform u. s. w.) bewirken. [1])

De Vries unterscheidet in der Mutationstheorie ja bekanntlich streng zwischen den durch progressive Mutationen entstandenen, ebenbürtigen Formen der Arten, den Elementararten, welche bei Kreuzungen konstante Bastardeigenschaften liefern (s. g. unisexuelle Kreuzungen), und den durch retrogressive und degressive Mutationen entstandenen abgeleiteten Formen oder echten Varietäten, deren Merkmale bei Kreuzungen nach den Mendelschen Gesetzen spalten (s. g. bisexuelle Kreuzungen. [2]) Nach dieser Terminologie wären also die erblichen Kleinformen der hier

[1]) Die Erkenntniss, dass die erblichen Formen verschiedene Kombinationen vieler selbständigen Eigenschaften darstellen, muss selbstverständlich dazu beitragen, den Kreuzungen einen sehr wichtigen Platz beim praktischen Züchtungsstreben einzuräumen. Wenn die vorhandenen Formen selbst Kombinationen sind, und wenn der praktische Wert derselben eben durch die Gesamtgruppierung der Eigenschaften bestimmt wird, dann muss das Ziel werden, von den schon vorhandenen Kombinationen durch planmässige und fortgesetzte Kreuzungen immer bessere Kombinationen darzustellen, bis die Grenze der möglichen Verbesserung erreicht wird.

[2]) Vrgl. Die Mutationstheorie, I, p. 455—462; II, p. 634—651. — Anwendung der Mutationslehre auf die Bastardierungsgesetze. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. XXI, 1903, p. 46. — Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Berlin 1906.

besprochenen Getreidearten, da dieselben sich nach den nunmehr gemachten Erfahrungen nur durch spaltende Merkmale von einander unterscheiden, nicht als Elementararten zu bezeichnen. Wahrscheinlicher ist doch wohl, dass auch andere, als Elementararten bezeichnete Formen, ebenso wie die Formen der Getreidearten, verschiedene konstante Kombinationen spaltender Merkmale darstellen. Wie DE VRIES mehrmals hervorhebt (z. B. Mutationstheorie I, p. 456; II, p. 643), beruht die grosse Mannigfaltigkeit bei den Arten zu einem sehr grossen Teil eben auf den mannigfachsten Kombinationen bereits vorhandener Eigenschaften. Auch werden solche Fälle von ihm besprochen, wo verwandte Formen sich von einander gleichzeitig durch spaltende und nicht spaltende Merkmale unterscheiden (Mut.-theorie II, p. 649). Die erblichen Formen der Getreidearten werden jedenfalls von ihm mehrmals Elementararten benannt. [1])

Dass die erblichen Formen oder Elementararten der bezüglichen Getreidearten verschiedene Gruppierungen von lauter spaltenden Merkmalen darstellen, steht ausser allem Zweifel und ist, wie gesagt, eine leicht konstatierbare Tatsache; schon eine vollständige Verfolgung einer Kreuzung bis in die dritte Generation durch Separatanbau sämtlicher Individuen der zweiten Generation hat dies genügend zeigen können.

Die Schwierigkeiten fangen aber an, sobald die Frage gestellt wird, welches die spaltenden Eigenschaften eigentlich sind. Die Spaltung an und für sich ist nicht schwierig festzustellen, aber eine Gesetzmässigkeit herauszufinden scheint anfangs nur für gewisse Merkmale möglich. Schon MENDEL [2]) weist darauf hin, dass die Unterschiede zwischen den Formen zum Teil auf einem oft schwierig zu bestimmenden »mehr oder weniger» beruhen, und dass nur solche Merkmale für die Einzelversuche verwendbar seien, die an den Pflanzen deutlich und entschieden hervortreten. In Übereinstimmung damit beschränkte MENDEL seine Versuche auf die scharf getrennten Merkmale und konnte eben dadurch die Gesetzmässigkeiten klar herausfinden.

Einfach liegen wohl im allgemeinen die Verhältnisse nur da, wo die Differenzen zwischen zwei Formen sich deutlich in dem Besitz von, bezw. Mangel an einer Eigenschaft, wie Farbe, Behaarung u. s. w., äussern. Betreffs Grössen- und Formendifferenzen kann man dagegen von Besitz oder Mangel zunächst nicht reden. Die erblichen Differenzen bezeichnen hier verschiedene Abstufungen; jede Form hat eine gewisse für sie charakteristische Höhe, eine gewisse Länge der Spelzen, eine bestimmte Korngrösse u. s. w., die sie von anderen Formen unterscheidet. Wie diese Abstufungen zu stande kommen, ist eben die Frage.

Das Verfolgen mehrerer Kreuzungen, besonders Haferkreuzungen, in die dritte und späteren Generationen hat gezeigt, dass neue erbliche Abstufungen solcher

---

[1]) Ältere und neuere Selektionsmethoden. Biol. Centralbl. 1906, p. 385. — Elementary species in agriculture. Proceed. Amer. Phil. Soc., Vol. XLV, 1906.

[2]) Versuche über Pflanzenhybriden. Nachgedruckt in Ostwald, Klassiker der exakten Wissenchaften, Nr 121.

Eigenschaften (d. h. andere als diejenigen der Eltern) fast regelmässig bei Kreuzungen entstehen. Es liegt daher nahe anzunehmen, dass die Abstufungen nicht jede für sich ein selbständiges Merkmal, sondern ihrerseits auch verschiedene Kombinationen von Merkmalen darstellen. Die äusserst vielen erblichen Abstufungen allerlei quantitativer Eigenschaften, die oft eine ganz kontinuierliche Reihe zwischen den Extremen bilden, können also — wie ich in kleineren Mitteilungen über die Kreuzungsresultate schon früher hervorgehoben habe [1]) — aus der Wirkung einer relativ geringen Anzahl von selbständigen Einheiten erklärt werden, welche durch ihr verschiedenartiges Zusammentreten Abstufungen bewirken, die vielfach zahlreicher sind als die Einheiten selbst.

Eine Voraussetzung dieser ganzen Betrachtungsweise ist jedoch, dass die verschiedenen Elementareigenschaften oder Einheiten nicht mit einander Merkmalspaare bilden, sondern jede für sich selbständig in der Weise spalten, dass die konstant bleibenden Individuen die betreffende Elementareigenschaft entweder besitzen oder nicht besitzen.

Die Lehre von den selbständigen Elementareigenschaften oder elementaren Einheiten hat bekanntlich besonders DE VRIES im Anschluss an die Theorie von der Entwickelung der Organismen durch sprungweise Mutationen ausgestaltet. Er führt auch an, dass es in der Bastardlehre keine schöneren Beweise für die Existenz elementarer Eigenschaften gebe als die von MENDEL gefundenen Spaltungsgesetze (Mutationstheorie, I, p. 137). In Bezug auf die paarweise einander gegenübergestellten Unterscheidungsmerkmale der gekreuzten Formen, die sich gegenseitig in der Weise ausschliessen, dass entweder die eine oder die andere in den Sexualzellen (= Gameten) vorkommt, und die eben dadurch die Spaltung ermöglichen, bemerkt DE VRIES ferner, dass es freilich bequem sei, dieselben als antagonistisch zu bezeichnen und von Merkmalspaaren zu reden, dass aber diese Merkmalspaare in Wirklichkeit nicht von je zwei selbständigen Eigenschaften gebildet werden, sondern dass es sich dabei um dieselbe Einheit handle (Mutationstheorie, II, p. 373), welche nach seiner Auffassung in dem einen Elter in einem anderen Zustande vorhanden ist als in dem anderen, in dem einen Elter nämlich als aktiv, in dem anderen als latent.

Schon MENDEL hat ja infolge des abweichenden Resultates, das die Kreuzung eines roten *Phaseolus* mit einem weissen ergab, die Vermutung ausgesprochen, dass die rote Farbe im genannten Falle aus zwei oder mehreren ganz selbständigen Farben zusammengesetzt sei, von denen jede einzelne für sich mit dem differierenden Merkmale der weissen Farbe bei der Kreuzung eine Verbindung bilde. Es scheint bereits daraus zu folgen, dass die Merkmalspaare nicht aus je zwei selbständigen Einheiten bestehen, denn dann müsste man ja auch für die weisse Farbe zwei oder mehrere selbständige Einheiten annehmen, sondern dass bei jedem Merkmalspaar nur eine Einheit vorhanden ist.

---

[1]) Om nordskandinaviska och andra tidiga hafresorter och försök till deras förbättrande genom individualförädling och korsning. Sver. Utsädesfören. Tidskr. 1907, p. 209. Ref. im Journal f. Landwirtsch. 1908, p. 306. — Något om nuvarande principer vid höstvetеförädlingen på Svalöf. Sver. Utsädesfören. Tidskr. 1908, p. 165.

Die Vermutung MENDELS vom Zusammenwirken mehrerer selbständigen Farbenmerkmale, die jede für sich mit weiss ein Merkmalspaar bilden, wurde durch die Untersuchungen DE VRIES' an *Antirrhinum* bestätigt. [1]) Durch diese ging auch hervor, dass Beispiele von Atavismus bei Kreuzungen sich durch verschiedenes Kombinieren selbständiger Farbenmerkmale erklären lassen.

Über bei Pflanzenkreuzungen hervortretende atavistische Merkmale, die sich nach den Mendelschen Gesetzen verhalten, haben namentlich die Untersuchungen v. TSCHERMAKS nähere Kenntniss gebracht. [2])

Durch Bastardierungsversuche mit *Mirabilis*-Sippen konnte CORRENS Anlagenpaare nachweisen, bei denen die eine Anlage, die »positive», sich im Vorhandensein von Farbstoff, bezw. in der Fähigkeit, den Farbstoff zu modifizieren, äusserte, während »keine Farbstoffbildung» bezw. »keine Modifikation» die andere, antagonistische Anlage kennzeichnete. [3])

Die Untersuchungen der letzten Jahre, besonders von seiten englischer Bastardforscher, wie BATESON, SAUNDERS, PUNNETT, LOCK und WHELDALE, haben uns eine immer grössere Zahl von Fällen bei Pflanzen kennen gelehrt, wo Spaltungsverhältnisse, die anfangs sehr verwickelt scheinen, sich erklären lassen, wenn man annimmt, dass die Merkmalspaare durch Anwesenheit und Abwesenheit je einer Einheit gebildet werden. Diese »Presence and Absence Hypothesis» wurde wohl zum ersten Male von BATESON and PUNNETT im Jahre 1905 deutlich formuliert. [4]) In den späteren Arbeiten der genannten Forscher findet man durchweg denselben Erklärungsgrund, z. B. für die Spaltungsverhältnisse der Blütenfarben bei *Lathyrus odoratus*, *Pisum* und *Antirrhinum*. [5])

In der allgemeinen Darstellung der seit der Wiederentdeckung der Mendelschen Lehre erreichten Resultate der Erblichkeitsforschung, welche BATESON 1906 gegeben hat [6]), spricht er sich in folgender Weise aus (p. 378): »As will be

---

[1]) Die Zerlegung der Blütenfarben. Die Mutationstheorie, II, 1903, p. 194.

[2]) Die Theorie der Kryptomerie und des Kryptohybridismus. Beih. Botan. Centralbl. XVI, 1904, p. 11.

[3]) Bastardierungsversuche mit Mirabilis-Sippen. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. XX, 1902, p. 594. — Zur Kenntniss der scheinbar neuen Merkmale der Bastarde. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. XXIII, 1905, p. 70.

[4]) A suggestion as to the nature of the »walnut» comb in fowls. Proceed. Cambridge Phil. Soc. XIII, 3, 1905, p. 165.

[5]) BATESON, SAUNDERS and PUNNETT, Further experiments on inheritance in sweet peas and stocks. Prelim. account. Proceed. Roy. Soc. B. XXVII, 1906, p. 236. — Reports to the evolution committee of the Royal Society. Report III, London 1906.

LOCK, On the inheritance of certain invisible characters in peas. Proceed. Roy. Soc. B. LXXIX, 1907, p. 28. — The present state of knowledge of heredity in Pisum. Annals Roy. Bot. Gard. Peradeniya, Vol. IV, 1908, p. 93.

WHELDALE, The inheritance of flower colour in Antirrhinum majus. Proceed. Roy. Soc. B. LXXIX, 1907, p. 288.

Eine sehr übersichtliche Zusammenstellung der wichtigeren Forschungsergebnisse der letzten Jahre auf dem Gebiete des Mendelismus ist neuerdings von BAUR gegeben. Einige Ergebnisse der experimentellen Vererbungslehre. Beih. zur Medizin. Klinik, IV, 1908, p. 265.

[6]) The progress of genetics since the rediscovery of Mendel's papers. Progr. Rei Botan. I, 1907, p. 368.

evident, especially in cases where colour is concerned, a vast number of the observed facts can be readily represented in terms of the presence and absence of definite factors, and it is quite conceivable that Mendelian inheritance in general may be reducible to such terms; but in view of the difficulties indicated, such expressions must not be adopted with undue haste.» In Bezug auf die Theorie DE VRIES' von bisexuellen Varietätskreuzungen (= Mendelkreuzungen) und unisexuellen Artkreuzungen, die sich darin unterscheiden sollten, dass bei den Mendelkreuzungen dieselbe Elementareigenschaft bei beiden Eltern, nur in verschiedenen Zuständen der Aktivität, vorhanden wäre, während bei den Artkreuzungen die Elementareigenschaft nur in einem der Eltern vorhanden wäre und also bei der Kreuzung ungepaart liegen würde, bemerkt BATESON ferner (p. 411): »But as knowledge of Mendelian cases has progressed, and as it has been found possible to describe so large a proportion of those cases in terms of the presence and absence of a definite factor, the doubt may be expressed whether it is not rather in the Mendelian phenomena that the determining factors should be regarded as unpaired.» LOCK äussert sich in folgender Weise: »In many cases the pair is represented by the presence and absence respectively of a certain definite feature.» [1])

Die von DE VRIES begründete Auffassung, dass den Merkmalspaaren nicht je zwei verschiedene Anlagen oder Einheiten sondern nur je eine Einheit zugrunde liegt, scheint also durch die stetig wachsende Zahl von Untersuchungen immer mehr bestätigt zu werden. In Bezug auf die Frage, ob in dem negativen Gliede des Merkmalspaares die Einheit wirklich fehlt oder nur latent ist, weichen dagegen die Meinungen noch von einander ab.

Bei den Getreidearten, an welchen meine Kreuzungen ausgeführt worden sind, scheint sich nichts dieser »Presence and Absence Hypothesis» entgegenzustellen. Z. B. in Bezug auf die verschiedenen Spelzenfarben des Hafers liegen die Verhältnisse sehr einfach. Bei Kreuzung zwischen schwarzen und gelben Sorten bilden die beiden Farben keineswegs ein Merkmalspaar, sondern schwarz mit Fehlen von schwarz, und gelb mit Fehlen von gelb. Da bei der schwarzen Sorte die gelbe Farbe, und umgekehrt bei der gelben Sorte die schwarze Farbe fehlt, müssen solche neuen Kombinationen entstehen, die beide Farben entbehren und also weiss werden. Die Annahme, dass die Merkmalspaare das Vorhandensein und Fehlen je einer Einheit bezeichnen, ergiebt sich hier sozusagen von selbst, sobald die Regelmässigkeit in dem Auftreten der neuen Formen konstatiert worden ist.

Unter der Annahme, dass jede Einheit für sich in der Weise spaltet, dass die Gameten die Einheit entweder besitzen oder nicht besitzen, lässt sich die Spaltung der quantitativen Merkmale auch besser verstehen. Die erblichen, konstanten Abstufungen bei den normal selbstbestäubenden Getreidearten, z. B. die Abstufungen der Deckspelzenlänge oder der Resistenz gegen den Gelbrost, bilden dann keineswegs als solche die Merkmalspaare, sondern jeder Abstufung liegen eine oder meh-

[1]) Recent progress in the study of variation, heredity and evolution, London 1907, p. 265.

rere Einheiten zugrunde, welche jede für sich mit dem Fehlen derselben Merkmalspaare bilden. Ebenso wie man aus einer Kreuzung zwischen schwarzen und gelben Sorten weisse Individuen bekommt, wird man dann durch Kreuzung zweier Abstufungen, z. B. der Deckspelzenlänge, deren Unterschied daher rührt, dass sie je eine besondere Einheit besitzen, neue Abstufungen bekommen können. Es können solche Individuen entstehen, die beide die genannten Einheiten entbehren und daher vielleicht kürzere Spelzen als beide Eltern erhalten, und solche, die beide Einheiten auf einmal besitzen und dann vielleicht eine intermediäre (konstant bleibende) Abstufung zeigen. Wenn die Eltern sich hinsichtlich mehrerer Einheiten unterscheiden, können mehrere neue erbliche (homozygote) Abstufungen entstehen, vielleicht sowohl kürzere als längere und intermediäre. [1])

Wie schon oben gesagt, zeigten die Kreuzungsuntersuchungen bald, dass eben eine solche Spaltung die quantitativen Merkmale kennzeichnete. Meine Untersuchungen, die besonders wegen des damit verbundenen praktischen Zieles eine grosse Zahl von Parzellen dritter Generation umfassen, haben demgemäss zuerst bezweckt, durch ein grosses Tatsachenmaterial festzustellen, inwieweit eine solche Bildung neuer erblicher Abstufungen bei Kreuzungen die Regel ist, um dadurch einen orientierenden Einblick in die Einheitskomplexe zu gewinnen.

Die Wirkung jeder einzelnen Einheit festzustellen und die Spaltungszahlen derselben zu ermitteln wird danach natürlich die eigentliche, aber auch gewiss überaus schwierige Aufgabe sein. In Bezug auf die Analyse der Einheitskomplexe stehen wir noch ganz am Anfang. Gewiss ist die Analyse der Blütenfarben, die schon Mendel als eine verlockende Aufgabe hervorhob, durch exakte Untersuchungen weit fortgeschritten, aber hier handelt es sich ja im allgemeinen nur noch um qualitative Unterschiede, die eine Gruppierung der Individuen zweiter Generation zulassen. Wie soll man aber z. B. die Spaltung von Frühreife in der zweiten Generation beurteilen können? Die Individuen derselben konstanten Form entwickeln sich ja keineswegs gleichzeitig. Diese Fluktuation kann unter Umständen ziemlich gross werden und die kleineren, mit der Kreuzungsspaltung zusammenhängenden Differenzen der Beobachtung unzugänglich machen. Gewiss unterscheidet man, wenigstens bei Kreuzung zwischen sehr späten und sehr frühen Sorten, die Spaltung in der zweiten Generation ziemlich gut. Der Versuch aber, die früheren und späteren Individuen, wie etwa verschieden gefärbte Blumen, in bestimmte Gruppen zu klassifizieren, kann leicht die Vorstellung von einer »Einfachheit» in der Spaltung mitbringen, die in Wirklichkeit gar nicht vorhanden ist. So auch bei den meisten anderen formentrennenden Merkmalen, wie Rispen- und Ährentypus, Grössendifferenzen überhaupt u. s. w. Der Umstand, dass man erst auf einer grossen Zahl von Parzellen dritter Generation die Spaltung einigermassen beurteilen kann,

[1]) Im Kapitel über die Zerlegung der Blütenfarben (Mutationstheorie, II) bemerkt auch de Vries p. 203: »In den Fällen, wo es in Bezug auf die Statur hohe, mittlere und Zwergvarietäten giebt (z. B. *Antirrhinum majus, Papaver somniferum* u. s. w.) würden vermutlich Kreuzungen solcher Varietäten zu ähnlichen Darlegungen und Synthesen führen können als bei den Blütenfarben».

macht natürlich die Untersuchung der quantitativen Eigenschaften zu einer äusserst umfassenden und mühsamen Arbeit. Man muss daher eher den Weg wählen, sich auf einzelne Merkmale zu beschränken und die Untersuchung von dem Vererbungsverhalten derselben durch eine möglichst grosse Zahl von Parzellen auch in vierter und folgenden Generationen konsequent durchzuführen.

Wenn aber auch über die Wirkung der einzelnen Einheiten bis jetzt nur wenig bekannt ist, lässt sich doch mit Sicherheit der Schluss ziehen, dass an dem Aufbau der Formen sehr viele Einheiten sich beteiligen. Die Zahl der sicher konstatierten von einander unabhängigen Einheiten bei den untersuchten Pflanzenarten wächst stetig. Bei *Pisum,* wo Mendel 7 Merkmalspaare kannte, sind jetzt nach Lock [1]) 13 von einander sicher unabhängige Merkmalspaare konstatiert. Für *Antirrhinum* giebt Baur [2]) 15 in ihrer Wirkung bekannte »Erbeinheiten» an. Bei den Getreidearten giebt es — wie meine Untersuchungen zeigen — in Bezug auf die Farbenmerkmale nicht nur für die verschiedenen Farbenarten je eine Einheit; auch für jede Farbenart kann es, was aus den Spaltungsverhältnissen zweiter und dritter Generation sicher hervorgeht, mehrere ganz selbständige Einheiten geben, die trotzdem in ihrer äusseren Wirkung fast gleich sein können. Für das Ligulamerkmal dürften wenigstens vier Einheiten in Betracht kommen u. s. w.

Der Umstand, dass dieselbe Ausseneigenschaft von verschiedenen selbständigen Einheiten bedingt sein kann, deutet insbesondere darauf hin, dass sehr viele Einheiten sich an dem Aufbau der Formen beteiligen.

Der Umstand, dass die Formendifferenzen von vielen Einheiten bedingt werden, und auch dass eine Spaltung in Bezug auf sämtliche formentrennende Merkmale stattfindet, lässt sich wohl schwerlich mit der Annahme von blosser Latenz der Einheiten in dem negativen Gliede des Merkmalspaares vereinigen, sondern spricht vielmehr für ein wirkliches Fehlen derselben.

Selbstverständlich muss man voraussetzen, dass die meisten Einheiten den verschiedenen Formen derselben »Unterart» oder »Art» gemeinsam sind. Die Vielförmigkeit, Polymorphie, kommt aber dadurch zu stande, dass es eine gewisse Anzahl von Einheiten giebt, die nicht überall vorhanden, nicht allen Individuen gemeinsam sind. Es giebt Landrassen, z. B. von Hafer, die freilich aus sehr vielen Formen bestehen, aber bei denen die verschiedenen Formen nicht sehr stark von einander abweichen. Die Rasse erscheint daher, obwohl nicht gleichförmig, doch in ihrer Gesamtheit charakteristisch, etwa eine Unterart, die von anderen analogen Unterarten sehr gut abgegrenzt sein kann. [3]) Durch Kreuzung verschiedener Formen einer solchen Rasse kann man selbstverständlich nicht über die Grenzen hinaus kommen, die einerseits von der gemeinschaftlichen Grundlage, anderseits von der Kombination,

[1]) The present state of knowledge of heredity in Pisum, l. c. p. 107.

[2]) Einige Ergebnisse der experimentellen Vererbungslehre, l. c. p. 287.

[3]) Den Untersuchungen Atterbergs verdanken wir eine gute Übersicht besonders über die in Skandinavien angebauten alten charakteristischen Haferrassen und deren geographische Verbreitung. — Neues System der Hafervarietäten nebst Beschreibung der nordischen Haferformen. Die landw. Versuchs-Stat. XXXIX, 1891, p. 171.

welche sämtliche Einheiten in sich vereinigt, gesetzt werden, nicht über die »Variationsgrenze der Rasse» hinaus. Es kann ja aber eine sehr grosse Zahl von gemeinsamen Einheiten geben, über welche nur Kreuzungen mit anderen Unterarten Auskunft geben können. In derselben Weise kann man sogar durch nur eine Kreuzung innerhalb der Art fast die ganze bekannte Variation der Art »auslösen» (wie z. B. bei der Deckspelzenlänge beim Hafer), aber über eine gewisse Grenze kommt man nicht hinaus, die Grenze nämlich, die von der gemeinschaftlichen Grundlage, den gemeinsamen Einheiten, bestimmt wird. Über diese Einheiten können wieder nur Kreuzungen verschiedener Arten Kenntniss bringen.

Es ist also nicht sicher, dass eine besonders polymorphe Art auch eine besonders grosse Zahl von Einheiten besitzt. Eine konstante Art kann natürlich ebenso viele Einheiten haben; der Unterschied ist nur, dass die konstante oder fast konstante Art keine, bezw. wenige Einheiten besitzt, die nicht allen jetzt lebenden Individuen gemeinsam sind. Die Arten, Unterarten u. s. w. können, wie DE VRIES bemerkt, sekundäre Begriffe sein; die Einheiten sind die elementären. Die systematischen Begriffe Unterarten und Arten bezeichnen Gruppen von Individuen, welche eine gewisse (grössere oder kleinere) Zahl von gemeinsamen Einheiten haben, und unterscheiden sich von einander dadurch, dass der einen Art oder Unterart als einem Ganzen eine oder mehrere Einheiten zukommen, die der anderen fehlen.

Z. B. die alten, sehr charakteristischen Unterarten von Hafer, die in verschiedenen Teilen Skandinaviens gebaut werden und besondere geographische Gebiete einnehmen, besitzen jede für sich eine besondere Anzahl von Einheiten, die allen Individuen gemeinsam sind und den charakteristischen Gesamteindruck der Unterart bewirken (obwohl es auch Einheiten giebt, die nicht allen Individuen gemeinsam sind und daher eine gewisse Polymorphie innerhalb der Unterart verursachen). Wie es die Kreuzungen andeuten, unterscheidet sich jede solche Unterart von einer anderen wahrscheinlich in vielen Einheiten, indem der einen Unterart gewisse Einheiten zukommen, die bei der anderen fehlen, und umgekehrt. Durch Kreuzung zweier Unterarten können, wenn die trennenden Einheiten sämtlich mendeln, ja alle möglichen Kombinationen dieser Einheiten eintreten, und die Grenzen zwischen den Unterarten werden dadurch ganz verwischt. Wie die Abgrenzungen der geographischen Unterarten zu stande kommen, darüber kann man, so lange es an empirischen Erfahrungen mangelt, nur Vermutungen aussprechen. Dass aber die genannten Unterarten stets Komplexe von vielen mendelnden Einheiten ausmachen, darüber kann kein Zweifel bestehen.

Dass die Organismen Aggregate von selbständigen Einheiten sind, ist eine Auffassung, die sich durch die Forschungen MENDEL's und seiner Nachfolger immer mehr befestigt hat. Erst von der Zukunft können wir jedoch über die wirkliche Natur der Spaltung ebenso wie über die Frage, inwieweit die Differenzen zwischen den Arten von mendelnden oder nicht mendelnden Einheiten herrühren, nähere Aufklärung erwarten.

Das Mendeln muss aber als eine für die Anpassung sehr bedeutungsvolle Einrichtung angesehen werden. Wenn von zwei Formen jede eine Einheit besitzt, die bei der anderen fehlt, dann könnten bei Kreuzung dieser zwei Formen, wenn bei den Bastarden eine Aufteilung in Gameten mit und ohne die Einheit nicht stattfände, sondern alle Gameten beide Einheiten besässen, freilich solche neue Formen entstehen, bei denen beide Einheiten vereinigt wären, aber nicht solche, bei denen beide Einheiten fehlten. Nicht mendelnde Einheiten könnten durch Kreuzungen nur angehäuft werden; der entgegengesetzte Weg wäre unmöglich. Aber die Anpassung an die Aussenwelt kann gewiss nicht nur durch Anhäufung vorteilhafter Einheiten zustande kommen, sondern auch durch Wegfallen solcher Einheiten, die unter den betreffenden äusseren Verhältnissen unvorteilhaft sind. [1]) Durch das Mendeln wird ebenso eine Reduzierung der Einheitszahl wie eine Vermehrung derselben ermöglicht.

Es geht wohl hieraus am besten hervor, wie wichtig die »Presence and Absence Hypothesis» als Erklärungsprinzip ist. Sowohl aus den genannten Erwägungen als auch aus dem sich immer mehr vermehrenden Tatsachenmaterial wird man zu der Auffassung gelangen, dass die Spaltung stets eine Aufteilung in Gameten, welche die Einheit besitzen, und solche, die dieselbe nicht besitzen, bezeichnet. An der Gemeingültigkeit dieses Prinzips dürfte wohl kaum mehr gezweifelt werden können.

Eine Schwierigkeit wird allerdings zunächst darin bestehen, dass man nicht immer gleich entscheiden kann, welches von den antagonistischen äusseren Merkmalen das positive bezw. das negative ist, d. h. welches das Vorhandensein bezw. das Fehlen der Einheit bezeichnet. In Bezug auf sichtbare Farbenmerkmale liegen die Verhältnisse im allgemeinen noch relativ einfach. Schwarze oder gelbe Spelzenfarbe beim Hafer z. B. bezeichnet natürlich Vorhandensein der Einheiten für die schwarze bezw. gelbe Farbe; weisse Spelzenfarbe bezeichnet Fehlen beider Einheiten. Vorkommen von Behaarung, Begrannung, Ligula u. s. w. bedeutet Vorhandensein gewisser Einheiten für diese Eigenschaften, Fehlen von Behaarung etc. Fehlen der betreffenden Einheiten. Bei Grössendifferenzen liegt es z. B. wohl am nächsten, die reduzierten Zwergformen als die relativ einfacheren Formen anzusehen, die durch Fehlen gewisser bei den hochwüchsigen Formen vorhandener Einheiten gekennzeichnet sind. »The tall pea is a dwarf to which has been added the factor for tallness.» [2]) In Bezug auf Formendifferenzen erheben sich dagegen grössere Schwierigkeiten. Es hat sich jedoch indirekt feststellen lassen, dass z. B. der einseitwendige Fahnentypus beim Hafer den negativen, durch Fehlen gewisser Einheiten gekennzeichneten Typus darstellt, während der allseitwendige Rispentypus das Vorhandensein einer grösseren oder kleineren Zahl Einheiten bezeichnet, welche die ausgespreizte Stellung der Rispenäste verursachen (vrgl. näher unten).

---

[1]) Die Frage der Einheiten, der Anpassung und des Prinzips der Fremdbestäubung habe ich in dem Aufsatze: Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen (Botan. Notiser 1908), p. 219, behandelt.

[2]) Punnett, Mendelism, 2 Edit., Cambridge 1907, p. 42.

Ob bei den Heterozygotindividuen (d. h. denjenigen Individuen, welche aus der Verbindung zweier Gameten hervorgegangen sind, von denen die eine die Einheit besitzt, die andere die Einheit nicht besitzt) das Vorhandensein einer Einheit über das Fehlen derselben dominiert oder umgekehrt, scheint mir eine Frage von untergeordneter Bedeutung zu sein. Die Abschwächung in der Wirkung der Einheit bei den Heterozygotindividuen, die bei Kreuzungen eine gewöhnliche oder sogar fast regelmässige Erscheinung ist, steht ja im besten Einklang damit, dass diese Individuen von je zwei Gameten abstammen, von denen nur die eine die Einheit besitzt, mag auch die Abschwächung bisweilen so weit gehen, dass die Heterozygoten von denjenigen Individuen, denen die Einheit fehlt, äusserlich nicht sicher unterschieden werden können. Bei der gelben Spelzenfarbe des Hafers scheinen die Heterozygotindividuen oft weiss oder nur sehr schwach gelblich, in anderen Fällen jedoch deutlich gelblich. Grannenlosigkeit der Ähren beim Weizen dominiert über Begrannung, doch nicht absolut; bisweilen sind die Grannen schwach angedeutet oder teilweise sogar ziemlich lang. Von der Dominanz oder Rezessivität wird man wohl also keine sichere Aufklärung über die Frage bekommen können, ob ein bestimmtes äusseres Merkmal das Vorhandensein oder das Fehlen einer Einheit bezeichnet. Infolge Dominanz des Ährentypus des Triticum compactum über lockere Landesweizentypen war ich geneigt, den vorigen als den positiven zu betrachten.[1]) Gewisse Analogieschlüsse sprechen doch für die entgegengesetzte Auffassung.

Die Kreuzungen, welche im folgenden besprochen werden, sind grösstenteils zwischen Pedigreesorten (d. h. nach einer einzelnen Pflanze gezüchteten reinen Sorten, »reinen Linien») ausgeführt worden.[2]) Diese Pedigreesorten waren im allgemeinen vorher mehrere Jahre hindurch in Bezug auf Konstanz geprüft worden. Die konstanten Pedigreesorten der normal selbstbestäubenden Getreidearten sind als verschiedene Konstantkombinationen von Einheiten anzusehen, und erst solche bieten eine exakte Grundlage für Kreuzungen. Sorten, die eine Mischung von verschiedenen Kombinationen = Formen darstellen, sind für die Untersuchung des Verhaltens quantitativer Eigenschaften schon deshalb ungeeignet, weil ja die verschiedenen Formen verschiedene erbliche Abstufungen der zu untersuchenden Eigenschaften bezeichnen können. Dazu kommt noch, dass anscheinend gleiche Ausseneigenschaften von differenten Einheiten herrühren können. Verschiedene Kreuzungen zwischen zwei solchen Sorten, die nicht aus einer einzigen sondern aus mehreren Kombinationen bestehen, können also verschiedenes Resultat geben. Ausserdem lässt sich ein exakter Vergleich mit den Elternkombinationen nicht durchführen.

Die Vielförmigkeit der normal selbstbestäubenden Getreiderassen ist eigentlich als ein Spezialfall der nicht von äusseren Faktoren bedingten individuellen Varia-

[1]) Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Weizen und Hafer, l. c. p. 280.

[2]) Der Kürze wegen werden im folgenden die Pedigreesorten nur unter ihren Stammbuchsnummern (0101, 0353 etc.) aufgeführt.

tion der Fremdbestäuber anzusehen [1]), indem die Formen die konstant bleibenden Kombinationen nach Kreuzungen bezeichnen. Wenn Selbstbestäubung das normale ist, müssen nämlich in der Nachkommenschaft nach natürlichen Kreuzungen (die ja auch bei Selbstbestäubern ab und zu vorkommen) die »Spalter» prozentisch immer mehr abnehmen, und — wenn keine neuen natürlichen Kreuzungen hinzukommen — zuletzt von einem gewissen Areal ganz verschwinden. Die Konstanz der zurückbleibenden Formen hat also, wenn die Einheiten selbst nicht verändert werden, und wenn weder neue Einheiten spontan hinzukommen noch schon vorhandene Einheiten spontan wegfallen, an sich nichts Merkwürdiges.

Eine Tatsache ist es jedoch, dass natürliche Kreuzungen bei Hafer und Weizen vorkommen, und es ist deshalb nicht zu erwarten, dass die aus einer Population separierten Pflanzen immer konstante Nachkommenschaft geben sollten. Die zu diesen Versuchen benutzten Pedigreesorten waren jedoch in der Regel mehrere Jahre hindurch einer fortgesetzten Auslese unterworfen worden, indem jedes Jahr eine einzige Pflanze zum fortgesetzten Anbau der Sorte ausgewählt wurde (iterierte Pedigreezüchtung). Eine vollständige Konstanz auch solcher Pedigreesorten darf jedoch nicht ohne weiteres vorausgesetzt werden. Eine nähere Darstellung davon soll, wo dies nötig ist, bei der Besprechung der einzelnen Eigenschaften im folgenden gegeben werden.

Mit Sicherheit darf man aber behaupten, dass solche Pedigreesorten normal selbstbestäubender Arten das beste Ausgangsmaterial für Untersuchungen über die Einheiten mittelst Kreuzungen dabieten.

Inwieweit und wann bei den Getreidearten neue Formen aus den schon vorhandenen spontan entstehen, ist eine Frage, die ausserhalb des Gebietes der hier zu besprechenden Untersuchungen liegt. Im Grunde wird es sich dabei darum handeln, ob neue Einheiten entstehen, was bis jetzt, obwohl wahrscheinlich, doch experimentell nicht nachgewiesen worden ist. Auch wird sich die Frage einstellen, wie und wann neue Einheiten entstehen. Spontanes Auftreten von neuen Formen ist, besonders beim Winterweizen, keine seltene Erscheinung; die Schwierigkeit ist jedoch, wie auch DE VRIES [2]) hervorhebt, in jedem einzelnen Falle zu entscheiden, ob solche neue Formen von natürlichen Kreuzungen herrühren oder nicht, um so mehr als die sofortige Konstanz oder Spaltung der neu auftretenden Eigenschaften in Bezug auf diese Frage nichts beweist. [3])

Schon RIMPAU [4]) hat die Rolle betont, die natürliche Kreuzungen bei dem Entstehen abweichender Formen in Weizensorten spielen, und eine Reihe von Fällen angeführt, wo die Abweichungen ganz zweifellos durch Befruchtung seitens

---

[1]) Vrgl. meinen Aufsatz: Om lifstyper och individuell variation. Botan. Notiser 1907, p. 113.

[2]) Die Svalöfer Methode zur Veredelung landwirtsch. Kulturgewächse etc. Archiv f. Rassen- und Gesellsch.-Biol. III, 1906, p. 325.

[3]) Vrgl. meinen Aufsatz: Något om korsningar och deras betydelse för förädlingsarbetena med hösthvete. Sver. Utsädesfören. Tidskr. 1906, p. 309. Ref. in Journ. f. Landwirtsch. 1908, p. 299.

[4]) Kreuzungsprodukte landwirtsch. Kulturpfl. Sonderabdruck aus: Landwirtsch. Jahrb. 1891.

benachbarter Sorten zu erklären waren. Auf Grund mehrjähriger Erfahrung kann ich in diesem Punkt der Ansicht Rimpaus nur beistimmen. Es kann gar kein Zweifel darüber obwalten, dass ein grosser Teil der auf Versuchsfeldern so oft entstehenden Abweichungen bei Winterweizensorten durch Kreuzung mit anderen dort gebauten Sorten zu stande kommt. Wie unten bei der Besprechung der einzelnen Eigenschaften näher erörtert werden soll, lässt es sich mehrmals deutlich nachweisen — besonders wenn das abweichende Individuum sich gleichzeitig in mehreren selbständigen Merkmalen von den typischen Individuen der Sorte unterscheidet — dass eine natürliche Kreuzung mit einer benachbarten Sorte stattgefunden haben muss.

Für die grosse Bedeutung natürlicher Kreuzungen sprechen auch mehrere andere Tatsachen. Sehr auffallend ist es mir z. B. mehrmals erschienen, dass begrannte und behaarte Sorten relativ stark »variieren», indem unbegrannte bezw. unbehaarte Abweichungen bei ihnen häufiger entstehen als begrannte und behaarte Abweichungen bei unbegrannten bezw. unbehaarten Sorten. Wenn die Abweichungen infolge natürlicher Kreuzungen entstehen, ist dies aber ziemlich natürlich, denn in den Versuchsfeldern wurden stets unbegrannte und unbehaarte Formen in weit grösserer Anzahl als begrannte und behaarte angebaut, und die Möglichkeit ist deshalb viel grösser, dass die begrannten und behaarten Formen von unbegrannten und unbehaarten bestäubt wurden, als umgekehrt. Dazu kommt aber noch der sehr wichtige Umstand, dass die auftauchenden neuen Formen sehr oft auf einmal in mehreren selbständig spaltenden Merkmalen abweichen, was sich mit der Annahme von spontaner Entstehung sehr schwierig vereinigen lässt.

Trotzdem darf wohl nicht bezweifelt werden, dass auch ganz spontane Abweichungen neben natürlichen Kreuzungen vorkommen. Nur ist die sofortige Konstanz oder die Inkonstanz der gefundenen Abweichungen nicht, wie bis jetzt in der Literatur meistens angegeben, ein Kriterium für ihre wirkliche Natur. Dem Scharfblick Rimpaus konnte es nicht entgehen, dass auch gewisse Abweichungen, die nicht durch natürliche Kreuzung erklärt werden konnten, sich nicht sofort konstant zeigten (vrgl. l. c. p. 6). Solche Fälle erscheinen in neuer Beleuchtung, nachdem de Vries den wichtigen Nachweis gegeben hat, dass spontane Variationen = Mutationen als Bastarde entstehen [1]) und also in Bezug auf mendelnde Merkmale dieselbe Spaltung wie natürliche Kreuzungen zeigen müssen.

Erst künftige Forschungen können also diese Frage näher aufklären. Hier sei übrigens nur hervorgehoben, dass solche spontan auftretende Formen, mögen sie aus natürlichen Kreuzungen herrühren oder nicht, jedenfalls so selten sind, dass sie auf die Kreuzungsuntersuchungen nicht störend einwirken.

[1]) Die Mutationstheorie II, p. 503.

Die gekreuzten Merkmale.

A. Farbenmerkmale.

1. Farbe der Blütenspelzen beim Hafer.

Die Versuche Rimpaus [1]), welche allerdings beim Hafer nur vermutete spontane, nicht experimentell gemachte Kreuzungen umfassen, lehrten u. a., dass bei den Bastarden zwischen schwarz- und weissspelzigen Sorten die schwarze Farbe prävaliert, dass die Nachzucht der Bastarde, d. h. die zweite Generation, ein Gemisch von schwarzen, braunen und weissen Pflanzen ergiebt, und dass beim separaten Aussäen der drei Gruppen nur die weissen Pflanzen sich in der folgenden Generation konstant erhalten. Nach der Wiederentdeckung der Mendelschen Lehre von der gesetzmässigen Vererbungsweise der Bastarde hat bis jetzt nur Wilson [2]) etwas ausführlicher über seine Bastardierungsversuche an Hafer berichtet. In Bezug auf die Spelzenfarbe stellte sich bei zwei von seinen Kreuzungen, Black Tartarian × × weissspelzige Sorten, das gewöhnliche Mendelsche Verhältniss 3 schwarz (tiefer und heller schwarz) : 1 weiss heraus. Eine dritte Kreuzung zwischen derselben schwarzspelzigen Sorte und einer gelbspelzigen ergab 3 schwarz : 1 weiss. Als weiss wurden aber dann alle nicht schwarzen Pflanzen bezeichnet; ebenso wie die verschiedenen Stufen der schwarzen—braunen Farbe als »schwarz» zusammengefasst wurden, erschien es angezeigt, die gelben—gelblichen—weisslichen Pflanzen in eine Gruppe zu vereinigen, die als »weiss» bezeichnet wurde.

Die Schwierigkeiten, gelb von weiss zu trennen, werden unten näher behandelt. Trotzdem ist es eine Tatsache, dass die gelbe Spelzenfarbe beim Hafer eine ebenso konstante und charakteristische Sorteneigenschaft wie die schwarze und weisse sein kann. Ausser den genannten drei Spelzenfarben giebt es bekanntlich noch eine vierte, nämlich die auch sehr charakteristische und von den anderen Spelzenfarben qualitativ wohl unterscheidbare graue Farbe. Ferner giebt es sowohl von der gelben und grauen als auch insbesondere von der schwarzen—braunen Farbe mehrere gut unterscheidbare, erbliche und konstante Abstufungen. In Bezug auf die letztgenannte Farbe giebt es ja einerseits tief kastanienbraune und anderseits sogar hell zimtbraune Formen. Diese Extreme werden durch intermediäre Formen verbunden, und sämtliche vererben völlig konstant ihre charakteristische Farbe.

[1]) l. c.

[2]) The hybridisation of cereals. Journ. of Agricult. Science, II, 1, 1907, p. 68.

Meine Kreuzungen beziehen sich auf sämtliche vier Spelzenfarben. Es wurden folgende verschiedene Arten von Kreuzungen gemacht : schwarz × weiss, gelb × weiss, grau × weiss, schwarz × gelb und gelb × grau. Nur Kreuzungen zwischen schwarz- und grauspelzigen Formen sind bis jetzt nicht ausgeführt worden.

a. *Schwarz × weiss.*

Seit dem Jahre 1900 habe ich 13 Kreuzungen zwischen verschiedenen schwarz- und weissspelzigen Sorten in der zweiten Generation, F_2, und zum Teil auch in der dritten, F_3, und folgenden Generationen untersucht. [1]) Jede Kreuzung wurde in der Regel auf wenigstens 10 Blumen gemacht, die Befruchtung gelang aber nur in einer oder in wenigen Blumen. Die Samen jedes Individuums der ersten Generation wurde auf getrennten Parzellen (*a*, *b*, u. s. w.) vermehrt. Die erste Sorte in den Verbindungen 0202 × 0926 etc. bezeichnet im folgenden stets die Muttersorte, die zweite die Vatersorte. Über die Herkunft etc. der bei den Kreuzungen angewandten Pedigreesorten, siehe näheres in einem besonderen Kapitel am Schluss.

Neun von den Kreuzungen schwarz × weiss dürften sich in Bezug auf die Spaltung in F_2 sämtlich an das gewöhnliche monohybride Verhältniss 3 schwarz : 1 weiss anschliessen, wie aus der folgenden Tabelle hervorgeht:

Eltern	Farbe des F_1-Individuums	F_2			Anzahl separat ausgesäter Individuen von F_2		F_3		
		Anzahl von Individuen		Anzahl schwarzer Individuen auf 1 weisses	Anzahl von Parzellen				
		schwarz	weiss		schwarz	weiss	konstant schwarz	Spaltung schwarz weiss	konstant weiss
0202 schwarz × 0926 weiss	braun	202	50	4.0	8	6	3	5	6
0202 » × 0950 »	»	106	34	3.1	—	—	—	—	—
0301 weiss × 01002 schwarz, *a*	hellbraun	357	94	3.8	—	—	—	—	—
» » × » » *b*	»	86	22	3.9	86	22	36	50	22
0301 » × 0202 » *a*	»	183	59	3.1	—	—	—	—	—
» » × » » *b*	sehr hell braun	165	46	3.6	—	—	—	—	—
0401 schwarz × 0950 weiss	braun	174	59	2.9	10	8	3	7	8
01002 » × 0700 »	»	323	144	2.2	—	—	—	—	—
01002 » × 0950 » *a*	»	221	64	3.5	2	2	1	1	2
» » × » » *b*	»	230	56	4.1	2	1	1	1	1
» » × » » *c*	»	231	88	2.6	3	1	1	2	1
0353 weiss × 0401 schwarz	»	86	33	2.6	86	33	26	60	33
0353 » × 0487 »	»	104	46	2.3	—	—	—	—	—
	Summa	2468	795	3.1					

[1]) Auf die jetzt gebräuchliche, von den englischen Bastardforschern vorgeschlagene Weise wird die erste Generation (Bastardgeneration) als F_1, die zweite (Spaltungsgeneration) als F_2, die dritte als F_3 u. s. w. bezeichnet.

Bei diesen neun Kreuzungen wurden in F_2 nur schwarz- und weissspelzige Individuen gebildet. Die genannten schwarzspelzigen Sorten besitzen nur die schwarze Farbenelementareigenschaft und keine andere, die durch die schwarze Farbe verborgen wird. Die Kreuzungen sind in Bezug auf die Farbe der Spelzen monohybrid. Die schwarze Farbe (S) bildet mit dem Fehlen derselben (s = weiss) ein Merkmalspaar. Es werden also nur zwei Arten von Gameten gebildet, S und s, und nur vier Verbindungen von Gameten sind möglich, $S \times S$, $S \times s$, $s \times S$ und $s \times s$. Da die Heterozygoten $S \times s$ und $s \times S$ freilich die schwarze Farbe abgeschwächt zeigen, aber doch immer mit Sicherheit von den homozygoten weissen, $s \times s$, getrennt werden können, soll das Verhältniss in der zweiten Generation hier das gewöhnliche, 3 schwarz : 1 weiss, werden.

Zusammen haben die Kreuzungen in F_2 2468 schwarze und 795 weisse Individuen ergeben, = 3.1 schwarz : 1 weiss, was ja mit dem theoretisch erwarteten Verhältnisse sehr gut übereinstimmt. Dagegen sind die Schwankungen zwischen verschiedenen Kreuzungen und auch zwischen verschiedenen Linien derselben Kreuzung ziemlich gross (2.2 : 1 —4.1 : 1). Dass diese Schwankungen wohl nicht ausschliesslich von dem zufälligen Zusammentreffen der Gameten herrühren, scheint aus der dritten Generation hervorzugehen. Bei der Kreuzung 0301 × 01002 *b* sind die weissspelzigen Individuen der zweiten Generation im Verhältniss zu den schwarzen zu selten, 1 : 4 statt 1 : 3. Wäre dies nur die Folge des zufälligen Zusammentreffens der in gleicher Zahl zur Befruchtung gelangenden Gameten S und s, so sollte natürlich, wenn s und s nicht oft genug zusammentreffen, auch $S \times S$ in entsprechendem Masse seltener eintreffen; dagegen sollte die relative Zahl von $S \times s$ und $s \times S$ natürlich erhöht werden. Die konstant schwarzen Parzellen dritter Generation, die aus der Vereinigung $S \times S$ hervorgehen, sollten m. a. W. nicht zahlreicher werden als die konstant weissen, welche von $s \times s$ herrühren. Aber statt dessen sehen wir, dass die relative Zahl der konstant schwarzen Parzellen (im Verhältniss zu den spaltenden) nicht verringert sondern im Gegenteil erhöht wird.

Dies deutet darauf hin, dass die Gameten nicht immer in ganz gleicher Zahl vorhanden sind, und dass diese Schwankungen auf das Verhältniss 3 : 1 einen gewissen Einfluss haben können. In diesem Fall dürften die schwarzen Gameten etwas zahlreicher als die weissen gewesen sein.

Bei der Kreuzung 0353 × 0401 sehen wir, obwohl weniger deutlich ausgesprochen, das umgekehrte Verhältniss. Hier sind die weissspelzigen Individuen zu zahlreich, aber die homozygoten schwarzspelzigen Individuen $S \times S$ werden — wie aus der dritten Generation hervorgeht — nicht in entsprechendem Masse zahlreicher, sondern im Gegenteil etwas zu selten im Verhältniss zu den spaltenden, gerade so wie es sein muss, wenn die schwarzen Gameten in etwas geringerer Zahl als die weissen gebildet werden.

Auch bei Kreuzung zwischen denselben Eltern schwankt, wie gesagt, das Verhältniss zwischen schwarz- und weissspelzigen Individuen in der zweiten Generation. Die Kreuzung 01002 × 0950 zeigt ja in einem Fall das Verhältniss 4.1 : 1,

also zu zahlreiche schwarzspelzige Individuen, in einem anderen Fall dagegen das Verhältniss 2.6 : 1, wo der schwarzspelzigen Individuen also zu wenige sind. Es zeigt sich nun, dass die tiefbraunen, der Vatersorte ähnlichen, wahrscheinlich homozygoten Individuen, wenn die weissen zu selten sind, relativ zahlreich werden und umgekehrt:

a. F_2.	84	tiefer braun,	137	heller braun,	64	weiss.
b. »	84	»	»	146	»	»	56	»
c. »	60	»	»	171	»	»	88	»

Das Verhalten dieser Kreuzung spricht also auch dafür, dass die schwarzen und weissen Gameten, die zur Befruchtung gelangen, von etwas ungleicher Zahl sind.

Bei der Kreuzung 0301 × 01002 *b* zeigten die 50 spaltenden Parzellen dritter Generation folgende Zahlen:

	Schwarz	Weiss		Schwarz	Weiss		Schwarz	Weiss
1.	39	15	18.	19	7	35.	36	12
2.	20	2	19.	32	11	36.	33	13
3.	23	9	20.	121	38	37.	24	7
4.	43	18	21.	39	15	38.	10	2
5.	53	11	22.	23	8	39.	11	3
6.	17	4	23.	49	17	40.	66	20
7.	22	7	24.	12	6	41.	68	16
8.	68	22	25.	34	10	42.	21	8
9.	23	4	26.	30	6	43.	10	5
10.	17	7	27.	30	7	44.	16	3
11.	14	6	28.	28	8	45.	20	4
12.	38	12	29.	38	13	46.	25	10
13.	13	7	30.	14	4	47.	49	11
14.	48	21	31.	16	5	48.	37	13
15.	25	12	32.	15	4	49.	66	29
16.	23	5	33.	9	5	50.	103	20
17.	13	5	34.	13	5	Summa	1616	512

Bei einer so geringen Zahl von Individuen wie bei den meisten dieser Parzellen werden natürlich die Abweichungen vom Verhältniss 3 : 1 ganz zufällig. Es lohnt sich jedoch, bei einer so grossen Zahl von Parzellen zu untersuchen, wie oft die relativen Zahlen der schwarzspelzigen Individuen oberhalb oder unterhalb 3.0 liegen, und wir finden dann, dass sie in 25 Fällen höher, in 24 Fällen niedriger als 3.0, in einem Fall (35) gerade 3.0 sind. Es scheint also gar keine bestimmte Tendenz bei dieser Kreuzung zu bestehen, die schwarzspelzigen Individuen in zu grosser oder zu kleiner Zahl zu bilden. Das durchschnittliche Verhältniss sämmtlicher Parzellen, 1616 : 512 = 3.2 : 1, stimmt ja auch mit dem theoretisch erwarteten Verhältnisse sehr gut überein.

Die übrigen Kreuzungen, bei denen Spaltungszahlen von Parzellen dritter Generation ermittelt wurden, ergaben folgende Zahlen:

		schwarz	weiss
0202 × 0926	1.	48	28
» »	2.	52	20
» »	3.	32	14
» »	4.	27	10
» »	5.	18	6
Summa		177	78 =
		= 2.3 : 1	

		schwarz	weiss
0401 × 0950	1.	18	7
» »	2.	48	4
» »	3.	20	6
» »	4.	71	31
» »	5.	41	15
» »	6.	29	10
» »	7.	34	15
Summa		261	88 =
		= 3.0 : 1	

		schwarz	weiss
01002 × 0950, *a*.		43	13 =
» »		= 3.3 : 1	
» » *b*.		73	32 =
» »		= 2.3 : 1	
» » *c*,	1.	42	15
» » »	2.	56	21
Summa von *c*		98	36 =
		= 2.7 : 1	

Auch bei diesen Kreuzungen zeigt sich also kein Wiederholen des Verhältnisses der zweiten Generation. Auch wenn die Abweichungen vom Verhältnisse 3 : 1 teilweise auf einer etwas ungleichen Zahl von Gameten beruhen, was nach dem oben gesagten nicht ganz unwahrscheinlich ist, so ist diese ungleiche Zahl von Gameten also nicht aus irgend einem Einfluss der Eltern herzuleiten, sondern wohl als eine mehr zufällige Erscheinung zu betrachten.

Das Mendelsche Verhalten — Bildung der beiden Arten von Gameten desselben Merkmalspaares in je gleicher Zahl (1 : 1) — bleibt wohl also von solchen ziemlich kleinen Schwankungen im grossen und ganzen unberührt.

Bei den aus heterozygoten Verbindungen $S \times s$ und $s \times S$ hervorgegangenen Individuen ist in der Regel die schwarze Farbe teils mehr teils weniger abgeschwächt. Die Individuen der ersten Generation zeigen also meistens eine hellere schwarze Farbe als die Elternsorte, und in der F_2 können die Heterozygoten $S \times s$ und $s \times S$ oft ziemlich gut von den Homozygoten $S \times S$ an ihrer helleren Farbe unterschieden werden. Von der Kreuzung 0301 × 01002 *b* wurden die 86 schwarzspelzigen Individuen der F_2 nach der Tiefe der Farbe in zwei Gruppen aufgeteilt. Zu der ersten Gruppe, *a*, mit tiefer schwarzen Spelzen wurden 19 Individuen gerechnet, zu der zweiten Gruppe, *b*, mit heller schwarzen Spelzen 67 Individuen.

a. 19 Individuen. In F_3 zeigten sich 17 konstant schwarz, 2 spalteten.
b. 67 » » » » » 19 » » 48 » .

Von den tiefer schwarzspelzigen Individuen erwiesen sich also fast alle als konstant schwarz. Von den heller schwarzspelzigen spalteten dagegen die meisten; etwa ein Drittel zeigte jedoch konstante Nachkommenparzellen. Von den letztgenannten hatten mehrere, ebenso wie ihre Mutterpflanzen, die schwarze Farbe stark abgeschwächt, und zwar bei sämtlichen Pflanzen der Parzelle, obwohl bisweilen mehr oder weniger bei verschiedenen Pflanzen. Überhaupt zeigten von den insgesamt 36 konstanten Parzellen nur einzelne eine ganz so tiefe Farbe wie die Elternsorte 01002, aber dann kaum bei sämtlichen Pflanzen; und bei 11 von denselben war die schwarze Farbe sehr stark abgeschwächt, hellbraun. Ein Teil der 36 Parzellen

zeigte hingegen deutliche Spaltung in tiefer — heller gefärbte Individuen. Von den 11 Parzellen wurden 4 wieder ausgesät und wiederholten in F_4 ebenso deutlich die hellbraune Farbenstufe. Die genannten Farbenabschwächungen sind also durchaus nicht zufällig, sondern sicher erblich, wenn auch Spaltungen der Farbennuance innerhalb engerer oder weiterer Grenzen in F_3 und F_4 fortwährend stattfinden können und wie gewöhnlich sich nur durch fortgesetzte Individualzucht beseitigen lassen.

Im Durchschnitt haben zwar die Heterozygoten $S \times s$ und $s \times S$ die schwarze Farbe am meisten abgeschwächt, aber auch viele Homozygoten $S \times S$ zeigen in geringerem Masse dieselbe Erscheinung. Es entstehen also schon bei einfacher monohybrider Spaltung andere erbliche Abstufungen der schwarzen Elementareigenschaft als diejenige des Elters. Freilich ist die schwarze Farbeneinheit entweder vorhanden oder nicht; aber wenn sie vorhanden ist, kann der Grad ihrer sichtbaren Ausbildung stark schwanken, nicht nur je nach äusseren Verhältnissen (Veränderungen, die jedoch nicht als erblich erwiesen sind), sondern auch wahrscheinlich infolge des Einflusses anderer Eigenschaftskombinationen, die durch die Kreuzung gebildet werden. Solche erbliche Abstufungen einer Eigenschaft sind also als eine Folgeerscheinung des verschiedenartigen Zusammentretens ganz anderer Eigenschaften zu betrachten. Auch solche Abstufungen sind, wenn sie konstant geworden, treu erblich und verändern sich nicht im Laufe der Generationen. Von einer Kreuzung Propsteier × Schwarz. Tartar. Fahnenhafer wurden in den Jahren 1896—1898 mehrere Formen reinkultiviert, die eine ganz entsprechende, konstant hellere Spelzenfarbe als die schwarzspelzige Elternsorte aufwiesen, und diese Formen haben ihre charakteristische Farbennuance seitdem treu behalten.

Bei der Kreuzung 0353 weiss × 0401 schwarz wurden die 86 schwarzspelzigen Individuen der F_2 je nach der Ausbildung der schwarzen Farbe gradiert. 1 bezeichnet die schwächste Ausbildung der schwarzen Farbe (hell zimtbraun); 4 bezeichnet die stärkste Ausbildung (tief kastanienbraun wie bei 0401) und 2, 3 die Zwischenstufen.

Grad	1,	10	Individuen;	in	F_3	waren	0	konstant,	10	spalteten.
»	1—2,	1	»	»	»	»	0	»	1	»
»	2,	53	»	»	»	»	10	»	43	»
»	2—3,	3	»	»	»	»	2	»	1	»
»	3,	13	»	»	»	»	9	»	4	»
»	4,	5	»	»	»	»	4	»	1	»
	4+,	1	»	»	»	»	1	»	0	»
							26		60	

Es ist also hier das gleiche Verhältniss. Die heterozygoten Individuen mit Spaltung in F_3 zeigen durchschnittlich eine schwächere Ausbildung der schwarzen Farbe; die allermeisten Individuen haben Grad 1 und 2. Die homozygoten

Individuen, mit Konstanz in F_3, zeigen dagegen sämtlich Grad 2—4. Vier von diesen sind ebenso tief gefärbt wie die Elternsorte 0401 (1 vielleicht sogar etwas tiefer, 4 +), aber bei den meisten homozygoten Individuen ist auch bei dieser Kreuzung die schwarze Farbe abgeschwächt, bei den zehn mit Grad 2 sogar ziemlich beträchtlich.

Auf ähnliche Weise haben sich auch die meisten anderen Kreuzungen schwarz × weiss verhalten.

0202 × 0926.	F_2,	Farbe	tiefbraun wie bei 0202,	4	Individ.;	F_3,	3	konstant	schwarz,	1	spalt.	
»	»	»	»	hellbraun,	4	»	»	0	»	»	4	»
0401 × 0950.	»	»	tiefbraun wie bei 0401,	4	»	»	3	»	»	1	»	
»	»	»	»	hellbraun,	6	»	»	0	»	»	6	»
01002 × 0950.	»	»	tiefbraun etwa wie bei 01002,	3	»	»	3	»	»	0	»	
»	»	»	»	hellbraun,	4	»	»	0	»	»	4	»

Auch hier sind also im allgemeinen die heterozygoten Individuen heller gefärbt. Von den als konstant schwarz bezeichneten Parzellen der F_3 zeigten einzelne die Spaltung tiefbraun–hellbraun. Es werden also auch hier bei den Homozygoten $S \times S$ hellere Abstufungen der schwarzen Farbe gebildet.

Überhaupt besteht eine Schwierigkeit für die praktische Züchtung darin, dass man bei vielen Kreuzungen schwarz × weiss ziemlich selten Kombinationen mit ebenso tiefer Farbe wie bei der schwarzspelzigen Elternsorte bekommt. Aber bei gewissen Kreuzungen verhält es sich nicht so. Bei der unten näher erörterten Kreuzung 0353 × 0668 waren die F_2-Individuen mit ebenso oder wenigstens annähernd so tiefer Färbung wie bei 0668 ziemlich häufig, einige waren sogar entschieden tiefer gefärbt und vererbten deutlich dies Plus der Farbe. Es ist übrigens leicht verständlich, dass, wenn der Farbegrad von anderen Eigenschaftskombinationen beeinflusst wird, durch Vereinigung der Elterneigenschaften ebensowohl solche Kombinationen zu stande kommen können, die einen erhöhten Farbegrad bewirken, als solche, die eine hellere Nuance der Elementareigenschaft mitbringen.

Es scheint aber, als ob, je mehr die gekreuzten Formen mit Hinsicht auf andere Eigenschaften wie Habitus, Entwicklungszeit etc. von einander abweichen, die homozygoten Individuen mit stark abgeschwächter Farbe in F_2 desto zahlreicher werden sollten. Bei der unten erörterten Kreuzung 0375 gelb × 0450 schwarz, bei welcher die Eltern an Höhe, Entwicklungszeit, Rispentypus, Spelzenform u. s. w. sehr verschieden sind, war unter 230 Individuen der F_2 kaum ein einziges so tief gefärbt wie 0450. Bei anderen Kreuzungen dagegen wie 0670 schwarz × 0315 weiss, oder 0670 schwarz × 0386 gelb (siehe unten), bei denen die Eltern — ebenso wie bei der Kreuzung 0353 × 0668 — in ihrem ganzen Wachstumsmodus viel mehr mit einander übereinstimmen, sind F_2-Individuen mit garnicht oder kaum abgeschwächter Farbe häufig.

Wie schon gezeigt wurde, sind die heterozygoten Individuen der F_2 durchschnittlich heller gefärbt als die homozygoten. Es geht aber aus dem obigen auch deutlich hervor, dass die heterozygoten Individuen der F_2 unter sich verschiedene Farbenstufen repräsentieren, indem gewisse tiefer gefärbt sind als andere. Zum Teil kommt dies offenbar davon her, dass gewisse Heterozygoten (d. h. die heller gefärbten) Verbindungen zwischen den entstehenden helleren Abstufungen der schwarzen Farbe und weiss, andere dagegen (die tiefer gefärbten) Verbindungen zwischen tiefbraunen Abstufungen (wie bei dem Elter) und weiss darstellen. In diesem Falle ist also ein verschiedenes Vererbungsverhalten der tiefer und heller gefärbten Heterozygotindividuen in F_3 insoweit zu erwarten, dass die tiefer gefärbten Spaltung tiefbraun–weiss, die heller gefärbten dagegen Spaltung hellbraun–weiss ergeben sollen. Es ist ja auch selbstverständlich, dass die spezifische Nuance der Farbe, da dieselbe schon in der besonderen Konstitution der Gameten begründet ist, hier ebenso wie bei den homozygotischen Verbindungen vererbt werden muss. Das trifft — wie es die Kreuzung 0353×0401 deutlich zeigt — in Wirklichkeit auch zu, indem die heller gefärbten Heterozygotindividuen der F_2 in vielen Fällen (aber nicht als Regel) durchschnittlich heller gefärbte schwarze Nachkommen (nebst den weissen) ergaben als die tiefer gefärbten Heterozygoten der F_2. Der Umstand, dass nicht alle heller gefärbten Heterozygoten die hellere Farbe auf ihre Nachkommen vererben, zeigt aber, dass die Farbenunterschiede der Heterozygoten zum Teil nur zufällig in der Entwickelungsmechanik der Pflanzen, aber nicht in der Konstitution der Gameten begründet sind, weshalb derartige Unterschiede auch nicht erblich sind. Schon in F_1 — also bei Verbindungen derselben Eltern = derselben Kombinationen — zeigen sich zwischen verschiedenen Individuen deutliche, wenn auch nicht sehr grosse Farbendifferenzen, aber die Farbe der Nachkommenindividuen wird von solchen Schwankungen nicht sichtbar beeinflusst.

Irgendwelcher Zusammenhang zwischen den Spaltungszahlen schwarz : weiss und der Farbe der Heterozygoten hat sich nicht konstatieren lassen. Sowohl bei Nachkommenschaften von tiefer als von heller gefärbten Individuen sind Schwankungen der relativen Zahl von schwarzen Individuen (ober- und unterhalb 3.0) zu bemerken.

Im Anschluss an obenstehende Tabelle soll noch eine andere Sache, nämlich der s. g. Vicinismus, kurz besprochen werden. Von den 73 untersuchten, als konstant weiss bezeichneten Parzellen der F_3 zeigte eine Parzelle (der Kreuzung 0301×01002 zugehörig) mit etwa 50 Individuen 1 schwarzspelziges Individuum, eine andere (der Kreuzung 01002×0950 zugehörig) mit etwa 80 Individuen 2 schwarzspelzige Individuen. Auf jede Parzelle können wir etwa 40 Individuen rechnen, es werden also 3 schwarzspelzige Individuen auf $40 \times 73 = 2920$ kommen, oder ungefähr 1 pro 1000. Die schwarzspelzigen Individuen können ihren Ursprung daher haben, dass bei den weissspelzigen Individuen der F_2 einzelne Blumen vom Pollen benachbarter schwarzspelziger Individuen bestäubt worden sind. Allerdings ist nicht ganz ausgeschlossen, auch bei der zuverlässigen Methode, die in Svalöf zur Trennung verschiedener Individuen angewandt wird, dass diese schwarzspelzigen

Individuen zufällige Beimischungen sein können. Jedenfalls können wir aber mit Sicherheit behaupten, dass höchstens 1 Blume pro 1000 von benachbarten schwarzspelzigen Individuen befruchtet worden ist. Es ist allerdings möglich, dass die Fremdbestäubung je nach der Witterung in anderen Jahren prozentisch häufiger sein kann. Dass sie vorkommt, ist sicher. Aber die genannten Zahlen zeigen doch genügend — was in diesem Zusammenhang besonders hervorzuheben ist — dass der Vicinismus beim Hafer prozentisch so selten ist, dass er auf die Kreuzungsversuche kaum oder gar nicht störend einwirkt. Die Selbstbestäubung scheint beim Hafer so regelmässig zu sein, dass irgend eine Art von Isolierung der Pflanzen zur Verhinderung des Vicinismus bei Kreuzungsversuchen nicht nötig ist. Die Pflanzen standen bei allen hier besprochenen Kreuzungen in einer Entfernung von 15 : 5 cm. Die Rispen verschiedener Pflanzen schieben dann ihre Äste, besonders bei windigem Wetter, leicht in einander ein; aber trotzdem kommt Fremdbestäubung, wie es nach dem oben Gesagten scheint, prozentisch sehr selten vor. Dies zu wissen ist für die Kreuzungsuntersuchungen und zur Erklärung gewisser Tatsachen wichtig.

Bei den bisher erörterten neun Kreuzungen schwarz × weiss entstanden in F_2 nur schwarz- und weissspelzige Individuen. Es giebt aber mehrere Kreuzungen, die ich ausgeführt habe, bei denen in F_2 nebst schwarz- und weissspelzigen Individuen auch grauspelzige ausgespaltet wurden.

0353 weiss × 0660 schwarz. Individuen in F_2: 107 schwarz, 19 grau, 5 weiss = 21.4 schwarz : 3.8 grau : 1 weiss = 4.5 schwarz : 1 grau–weiss.

0315 weiss × 0670 schwarz. Die erste Generation, F_1, bestand aus drei Pflanzen, deren Spaltung in F_2 auf verschiedenen Parzellen (*a*, *b*, *c*) untersucht wurde.

a . 187 schwarz, 38 stärker oder schwächer grau, 17 weiss (oder wenigstens ohne sichtbares grau) = 11.0 schwarz : 2.2 grau : 1 weiss = 3.4 schwarz : 1 grau–weiss.

b . 171 schwarz, 46 grau, 12 weiss = 14.3 schwarz : 3.8 grau : 1 weiss = 2.9 schwarz : 1 grau–weiss.

c . 60 schwarz, 22 grau, 7 weiss = 8.6 schwarz : 3.1 grau : 1 weiss = 2.1 schwarz : 1 grau–weiss.

a + *b* + *c* . 418 schwarz, 106 grau, 36 weiss = 11.6 schwarz : 2.9 grau : 1 weiss = 2.9 schwarz : 1 grau–weiss.

0353 weiss × 0691 schwarz. F_1 zwei Pflanzen, F_2 zwei Parzellen, *a*, *b*.

a . 78 schwarz, 23 grau, 11 weiss = 7.1 schwarz : 2.1 grau : 1 weiss = 2.3 schwarz : 1 grau–weiss.

b . 138 schwarz, 28 grau, 14 weiss = 9.9 schwarz : 2.0 grau : 1 weiss = 3.3 schwarz : 1 grau–weiss.

a + *b* . 216 schwarz, 51 grau, 25 weiss = 8.6 schwarz : 2.0 grau : 1 weiss = 2.8 schwarz : 1 grau–weiss.

Zur Erklärung des Entstehens grauspelziger Individuen muss angenommen werden, dass die genannten schwarzspelzigen Sorten 0660, 0670 und 0691 nebst der schwarzen Farbe, *S*, auch eine graue, *Gr.*, als besondere Elementareigenschaft besitzen, und dass jede von diesen beiden Elementareigenschaften mit dem Fehlen derselben (bezw. *s*, *gr.*) ein Merkmalspaar bildet. Die Kreuzung wird dann dem dihybriden Schema folgen:

Schwarzspelzige Sorte		Weissspelzige Sorte
S		*s*
|	$\times$	|
Gr.		*gr.*

Es müssen also nebst den Elternkombinationen zwei neue konstante Kombinationen gebildet werden, teils *Sgr.*, welche die schwarze Elementareigenschaft besitzt, aber die graue entbehrt und scheinbar identisch mit *SGr.* wird (da die graue Farbe von der schwarzen verdeckt wird), teils *sGr.*, welche die graue Elementareigenschaft besitzt, aber die schwarze entbehrt und folglich grauspelzig werden muss.

Die vier Arten von Gameten, *SGr.*, *Sgr.*, *sGr.*, *sgr.*, können sich ja auf 16 verschiedene Weisen vereinigen:

	F_2	F_3
SGr. $\times$ *SGr.*	schwarz	konstant schwarz (+ grau, aber grau nicht sichtbar).
» $\times$ *Sgr.*	»	» » (Spaltung von grau, aber nicht sichtbar).
» $\times$ *sGr.*	»	Spaltung 3 schwarz : 1 grau.
» $\times$ *sgr.*	»	Spaltung 12 schwarz : 3 grau : 1 weiss.
Sgr. $\times$ *SGr.*	»	konstant schwarz (Spaltung von grau).
» $\times$ *Sgr.*	»	konstant schwarz.
» $\times$ *sGr.*	»	Spaltung 12 schwarz : 3 grau : 1 weiss.
» $\times$ *sgr.*	»	Spaltung 3 schwarz : 1 weiss.
sGr. $\times$ *SGr.*	»	Spaltung 3 schwarz : 1 grau.
» $\times$ *Sgr.*	»	Spaltung 12 schwarz : 3 grau : 1 weiss.
» $\times$ *sGr.*	grau	konstant grau.
» $\times$ *sgr.*	»	Spaltung 3 grau : 1 weiss.
sgr. $\times$ *SGr.*	schwarz	Spaltung 12 schwarz : 3 grau : 1 weiss.
« $\times$ *Sgr.*	»	Spaltung 3 schwarz : 1 weiss.
» $\times$ *sGr.*	grau	Spaltung 3 grau : 1 weiss.
» $\times$ *sgr.*	weiss	konstant weiss.

Überall wo *S* vorkommt, wird die Nachkommenpflanze der Gameten schwarzspelzig, weil schwarz über sein Fehlen dominiert. Wo *Gr.*, aber nicht *S* vorkommt, wird die Farbe grau, weil grau über sein Fehlen dominiert (doch unvollständig, vrgl. unten). Wo weder *S* noch *Gr.* in irgend einer der Gameten vorkommt (*sgr.* $\times$ *sgr.*), wird die Farbe weiss.

Wir sollen also von 16 Individuen 12 schwarze, 3 graue und 1 weisses bekommen. Auf ein weisses Individuum wird man 3 graue bekommen und, wenn die weissen und die grauen zusammengezogen werden, auf ein weisses–graues Individuum 3 schwarze.

Mit diesem Verhältniss 12 : 3 : 1 stimmen die bei der Kreuzung 0315 × 0670 gewonnenen Zahlen, 418 schwarz, 106 grau, 36 weiss = 11.6 schwarz : 2.9 grau : 1 weiss = 2.9 schwarz : 1 grau–weiss, sehr gut überein, und es kann also kein Zweifel darüber bestehen, dass diese Kreuzung dem oben aufgestellten Schema wirklich folgt.

Bei der Kreuzung 0353 × 0691 wurden die schwarzspelzigen Individuen in annähernd richtigem Verhältnisse gebildet (2.8 schwarz : 1 grau–weiss). Dagegen waren es der grauen im Verhältniss zu den weissen (2 grau ; 1 weiss) zu wenige. Es kommt aber bei Kreuzungen zwischen grau- und weissspelzigen Sorten vor (ebenso wie bei Kreuzungen zwischen gelb- und weissspelzigen Sorten), was unten näher erörtert werden wird, dass die Farbe bei den Bastardindividuen so stark abgeschwächt wird, dass diese bisweilen rein weiss erscheinen. Besonders ist dies natürlich der Fall, wenn die grauspelzige Sorte an sich nur eine schwache Nuance der grauen Farbe besitzt. Es kann daher leicht eintreffen, dass ein Teil der Bastardindividuen der weissen Gruppe zugerechnet und die Zahl der weissen infolgedessen zu hoch wird.

Bei der Kreuzung 0353 × 0660 scheint das Verhältniss grau : weiss annähernd das richtige zu sein. Die schwarzspelzigen sind zu zahlreich (4.5 : 1). Das Verhältniss schwarz : nicht schwarz bei den Parzellen dritter Generation (siehe unten) ist durchschnittlich 3.2 : 1, also richtig. Es wurden nämlich von dieser Kreuzung 10 schwarzspelzige Pflanzen der F_2 auf verschiedene Parzellen ausgesät. Von diesen 10 Parzellen der F_3 zeigten sich 5 konstant schwarz, 5 dagegen spalteten, und zwar auf verschiedene Weise, indem 2 die Spaltung schwarz–grau–weiss wiederholten, 2 dagegen nur schwarz und grau, und 1 nur schwarz und weiss ausspalteten. Die gewonnenen Zahlen der 5 spaltenden Parzellen waren folgende:

1.	31	schwarz,	8 grau und weiss
2.	35	»	14 » » »
3.	102	»	28 grau
4.	38	»	17 »
5.	27	»	6 weiss

Summa 233 schwarz, 73 grau und weiss = 3.2 schwarz : 1 grau–weiss.

Dies Ergebniss war aber auch zu erwarten; denn die beiden Verbindungen *SGr.* × *sGr.* und *sGr.* × *SGr.* können nur schwarz und grau (nicht weiss) ergeben, weil ja beide Gameten *Gr.* enthalten und nur in Bezug auf Vorkommen von *S* differieren. Die schwarze und die graue Farbe bilden hier scheinbar ein Merkmalspaar, und da schwarz über grau dominiert, erhält man die einfache Spaltung 3 schwarz : 1

grau. In Wirklichkeit ist dem aber nicht so, sondern die Kreuzung folgt dem Schema:

$$\begin{array}{ccc} S & & s \\ | & \asymp & | \\ Gr. & & Gr. \end{array}$$

Schwarz und grau bilden also keineswegs ein Merkmalspaar, aber beide Gameten enthalten grau. Die Spaltung betrifft also nur die schwarze Farbe; es wird eine monohybride Kreuzung. Die zwei Verbindungen *Sgr.* × *sgr.* und *sgr.* × *Sgr.*, bei denen die graue Farbe in beiden Gameten fehlt, können ihrerseits natürlich nur schwarz und weiss ergeben. Die vier Verbindungen *SGr.* × *sgr.*, *Sgr.* × *sGr.*, *sGr.* × *Sgr.* und *sgr.* × *SGr.* müssen dagegen sowohl schwarz als grau und weiss ausspalten. Von den übrigen vier möglichen Verbindungen, die *S* enthalten, ergiebt *SGr.* × *SGr.* konstant schwarz + graue Nachkommen, *Sgr.* × *Sgr.* konstant schwarze (ohne grau), die aber mit den vorigen scheinbar identisch sind, weil ja bei diesen die graue Farbe nicht sichtbar ist. *SGr.* × *Sgr.* und *Sgr.* × *SGr.* geben Konstanz von schwarz, Spaltung von grau, aber diese Spaltung ist nicht sichtbar.

Von den 12 schwarzen Pflanzen in F_2 werden also 4 konstant schwarz bleiben, 4 werden Spaltung schwarz–grau–weiss, 2 Spaltung schwarz–grau und 2 Spaltung schwarz–weiss ergeben.

Es müssen also in F_3 drei verschiedene Arten von Spaltung stattfinden, und das Verhalten der genannten Parzellen giebt somit den besten Beweis dafür, dass die beiden Elementareigenschaften schwarz und grau jede für sich nach dem oben aufgestellten Schema mit ihrem Fehlen ein Merkmalspaar bilden.

Ausserdem wurden von der F_2 dieser Kreuzung ein graues und ein weisses Individuum ausgesät, die sich als konstant grau, bezw. konstant weiss in F_3 erwiesen.

Auch die beiden anderen Kreuzungen, 0353 × 0691 und 0353 × 0660, folgen ganz zweifellos dem dihybriden Schema.

Die drei Sorten 0660, 0670 und 0691 besitzen also sowohl die schwarze als die graue Farbe als selbständige Einheiten, die unabhängig von einander mit ihrem resp. Fehlen spalten und daher bei Kreuzung mit weissspelzigen Sorten die vier Kombinationen *SGr.*, *Sgr.*, *sGr.* und *sgr.* zulassen. Die bei den genannten Kreuzungen schwarz × weiss auftretenden grauen Individuen (*sGr.*) bezeichnen also keine »Neuheiten», denn sie müssen ja einfach entstehen, wenn das angenommene Schema richtig ist. Auch von einer »Latenz» der grauen Farbe, in dem Sinne dass sie nur potenziell vorhanden sein sollte, kann man nicht reden, denn die graue Farbe ist ja da, nur unsichtbar, von der tieferen schwarzen Farbe verdeckt. Das Verhältniss ist also ein sehr einfaches.

Bemerkenswert ist, dass die Formen, welche neben der schwarzen Elementareigenschaft auch die graue besitzen, sämtlich alten heimischen Landeshaferrassen angehören. 0660 ist aus dem in Nordskandinavien angebauten »Nordfinnischen Schwarz-

hafer», 0670 aus »Deutsch. Moorhafer», 0691 aus dem eigentümlichen, fast nur auf der Insel Öland gebauten »Ölandshafer» ausgewählt worden. 0668 (siehe hier unten), die ebenfalls die graue Farbe nebst der schwarzen besitzt, stammt aus einer in Nordland (Norwegen) vorkommenden alten gemischten Landesrasse her.

In der Sorte 0670, die sich mehrere Jahre hindurch konstant schwarz erhalten hatte, haben vereinzelte graue Individuen, nachdem die Sorte in etwas grösserem Massstabe vermehrt worden war, begonnen aufzutreten. Solche graue Abweichungen können natürlich leicht durch Kreuzung mit in der Nähe wachsenden weissspelzigen Sorten zustande kommen. Der Separatanbau grauer Individuen hat auch alle Anzeichen dafür gegeben, dass dieselben wirklich infolge natürlicher Kreuzungen entstehen. Die grauen Individuen weichen nämlich zum Teil auch in anderen Eigenschaften, wie z. B. Rispentypus, Kornform, Korngrösse u. s. w., von der Muttersorte stark ab. Ob graue Individuen daneben auch durch ganz spontanes Wegfallen der schwarzen Elementareigenschaft entstehen können, hat noch nicht festgestellt werden können; unwahrscheinlich ist dies jedoch keineswegs.

Bezüglich der zuletzt erörterten drei Kreuzungen mag nur noch kurz hinzugefügt werden, teils dass bei der Kreuzung 0353 × 0691 einzelne Individuen in F_2 entstanden, die entschieden tiefer gefärbt waren als 0691 (welche durch eine ziemlich hellbraune Farbennuance gekennzeichnet wird), teils dass aus der Kreuzung 0353 × 0660 Formen isoliert worden sind, die eine etwas schwächere Farbe als die der 0660 als erbliche Eigenschaft besitzen. Sowohl Verstärkungen als Abschwächungen der schwarzen Farbe sind also bei diesen Kreuzungen konstatiert worden.

Schliesslich soll eine Kreuzung schwarz × weiss besprochen werden, die von den bisher erwähnten dadurch entschieden abweicht, dass die schwarzspelzigen Individuen im Verhältniss zu den weissen weit zahlreicher als sonst sind, nämlich die Kreuzung *0353 weiss × 0668 schwarz.*

F_1 bestand aus vier Pflanzen, F_2 aus vier Parzellen *a*, *b*, *c*, *d*.

a.	207	schwarz,	12	grau–weiss[1])	= 17.3	schwarz :	1	grau–weiss.
b.	116	»	7	»	»	= 16.6	»	1	»	»
c.	191	»	13	»	»	= 14.7	»	1	»	»
d.	116	»	8	»	»	= 14.5	»	1	»	»
Summa	630	schwarz,	40	grau–weiss	= 15.8	schwarz :	1	grau–weiss.

Die Spaltungen der verschiedenen Parzellen zeigen da eine auffallende Übereinstimmung, und man kann gleich sehen, dass das Verhältniss zwischen schwarz und grau–weiss annähernd 15 : 1 ist.

[1]) Die Sorte 0668 enthält somit, ebenso wie die drei oben genannten Sorten 0660, 0670 und 0691, neben der schwarzen Farbe auch die graue. Eine genaue Trennung der grauen und weissen Pflanzen wurde doch nicht gemacht, weil die graue Farbe überall nur sehr schwach ausgebildet war; übrigens sind die grauen–weissen Pflanzen zu wenig zahlreich, um die Zahlenverhältnisse grau : weiss erkennen zu lassen.

Es liegt deshalb sehr nahe anzunehmen, dass die schwarze Farbe bei der Sorte 0668 aus zwei von einander unabhängigen Elementareigenschaften besteht, die jede für sich die schwarze Farbe bewirken. Die Kreuzung wird dann eine trihybride. Die Sorte 0668 besitzt drei Farbeneinheiten, zwei schwarze (S_1, S_2) und eine graue (*Gr.*), welche sämtlich bei der Sorte 0353 fehlen:

$$0668 = S_1\ S_2\ Gr.$$
$$0353 = s_1\ s_2\ gr.$$

Von drei Merkmalspaaren sind acht Arten von Gameten = acht konstante Kombinationen möglich. Es können also ausser den Elternkombinationen $S_1\ S_2\ Gr.$ und $s_1\ s_2\ gr.$ sechs neue Kombinationen gebildet werden, $S_1\ S_2\ gr.$, $S_1\ s_2\ Gr.$, $s_1\ S_2\ Gr.$, $S_1\ s_2\ gr.$, $s_1\ S_2\ gr.$ und $s_1\ s_2\ Gr.$ Die fünf ersteren, die entweder S_1 oder S_2 oder beide enthalten, werden schwarz, die letzte grau. Die acht Arten von Gameten können auf 64 verschiedene Weisen zusammentreten. Ein näheres Ausführen erscheint jedoch nicht nötig. Die Kombination $s_1\ s_2\ gr. \times s_1\ s_2\ gr.$ wird — wie sich ja leicht denken lässt — nur einmal auf 64 eintreffen. Der Verbindungen, welche *Gr.* aber nicht S_1 oder S_2 enthalten, werden 3 sein; alle übrigen 60 Verbindungen müssen S_1 oder S_2 oder beide enthalten. Es werden also 60 schwarz, 4 grau–weiss = 15 schwarz : 1 grau–weiss gebildet.

Mit diesem berechneten Verhältniss stimmen ja die oben angeführten Zahlen sehr gut überein, und es kann deshalb kein Zweifel darüber bestehen, dass die Sorte 0668 drei unabhängige Farbeneinheiten, zwei schwarze und eine graue, besitzt die jede für sich mit ihrem resp. Fehlen ein Merkmalspaar bilden.

Das Verhalten der dritten Generation hat aber noch bessere Beweise dafür geliefert. Es wurden 43 Pflanzen der F_2 nach der Frühreife, aber garnicht nach der Farbe, ausgewählt und die Samen jeder Pflanze auf je einer Parzelle aus, gesät. Von den 43 Parzellen der F_3 waren 4 grau–weiss und zeigten selbstverständlich keine schwarzspelzigen Individuen. Von den übrigen 39 Parzellen waren 17 konstant schwarzspelzig, wogegen 22 Spaltung schwarz–grau–weiss zeigten und zwar — gerade wie man es auch erwarten konnte — in ganz verschiedener Weise, indem nämlich ein Teil (etwa die Hälfte) der Parzellen nach dem gewöhnlichen Verhältnisse 3 schwarz : 1 grau–weiss spaltete, die übrigen dagegen die Spaltung 15 schwarz : 1 grau–weiss wiederholten, wie aus der folgenden Übersicht hervorgeht:

1.	35	schwarz,	2	grau–weiss	=	17.5	schwarz :	1	grau–weiss.
2.	75	»	18	»	»	=	4.2	»	1	»	»
3.	63	»	3	»	»	=	21.0	»	1	»	»
4.	50	»	1	»	»	=	50.0	»	1	»	»
5.	146	»	11	»	»	=	13.3	»	1	»	»
6.	12	»	7	»	»	=	1.7	»	1	»	»
7.	110	»	2	»	»	=	55.0	»	1	»	»
8.	15	»	6	»	»	=	2.5	»	1	»	»

9.	30	schwarz,	7	grau–weiss	=	4.3	schwarz :	1	grau–weiss.		
10.	8	»	4	»	=	2.0	»	1	»	»	
11.	57	»	2	»	=	28.5	»	1	»	»	
12.	16	»	4	»	=	4.0	»	1	»	»	
13.	76	»	20	»	=	3.8	»	1	»	»	
14.	30	»	5	»	=	6.0	»	1	»	»	
15.	48	»	18	»	=	2.7	»	1	»	»	
16.	70	»	22	»	=	3.2	»	1	»	»	
17.	59	»	2	»	=	29.5	»	1	»	»	
18.	54	»	5	»	=	10.8	»	1	»	»	
19.	31	»	3	»	=	10.3	»	1	»	»	
20.	59	»	2	»	=	29.5	»	1	»	»	
21.	52	»	5	»	=	10.4	»	1	»	»	
22.	48	»	9	»	=	5.3	»	1	»	»	

Die 11 Parzellen 2, 6, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 16 und 22 gehören sämtlich offenbar der Spaltung 3 : 1 an, obwohl die Parzellen 14 und 22 sich ziemlich abweichend verhalten. Zusammengerechnet geben diese Parzellen 428 schwarz, 120 grau–weiss = 3.6 schwarz : 1 grau–weiss, also annähernd das theoretisch erwartete Verhältniss. Die 9 Parzellen 1, 3, 5, 11, 17, 18, 19, 20 und 21 sind der Spaltung 15 : 1 zuzurechnen; hier ist aber, wie leicht eingesehen wird, eine weit grössere Anzahl von Pflanzen nötig, um gerade das Verhältniss 15 : 1 zu ergeben, denn ein Zufall, wodurch z. B. nur 1 weissspelziges Individuum zerstört wird, bewirkt bei einer kleinen Zahl von Pflanzen ja schon eine starke Änderung des Verhältnisses 15 : 1. Zusammengerechnet ergeben diese 9 Parzellen 556 schwarz, 35 grau–weiss = = 15.9 schwarz : 1 grau–weiss, also das theoretisch erwartete Verhältniss. Zweifelhaft ist dagegen, ob die Parzellen 4 und 7 hierher zu rechnen sind. Wenn das nicht der Fall ist, kann man das Verhalten dieser Parzellen kaum auf andere Weise erklären, als dass die einzelnen grau–weissspelzigen Individuen Beimischungen seien, was jedoch z. B. durch die charakteristischen Ährchen, die mit denen der schwarzspelzigen Individuen sehr gut übereinstimmten, ausgeschlossen scheint. Doch sind so grosse Abweichungen von dem Verhältnisse 15 : 1 nicht unmöglich. Werden diese beiden Parzellen mit den anderen 9 Parzellen zusammengerechnet, so bekommen wir 715 schwarz, 39 grau–weiss = 18.3 schwarz : 1 grau–weiss.

Das Verhältniss der 39 Parzellen in F_3 ist also: 17 konstant schwarz, 11 spaltend im Verhältniss 3 schwarz : 1 grau–weiss, 9 (oder 11) spaltend im Verhältniss 15 schwarz : 1 grau–weiss.

Wenn wir in diesem Zusammenhang von der grauen Farbe absehen und die Kreuzung als eine dihybride behandeln, werden sich die Gameten in folgenden 16 Weisen vereinigen können:

	F_2	F_3
$S_1 S_2 \times S_1 S_2$	schwarz	konstant schwarz.
» $\times S_1 s_2$	»	» »
» $\times s_1 S_2$	»	» »
» $\times s_1 s_2$	»	Spaltung 15 schwarz : 1 weiss.
$S_1 s_2 \times S_1 S_2$	schwarz	konstant schwarz.
» $\times S_1 s_2$	»	» »
» $\times s_1 S_2$	»	Spaltung 15 schwarz : 1 weiss.
» $\times s_1 s_2$	»	» 3 » : 1 »
$s_1 S_2 \times S_1 S_2$	»	konstant schwarz.
» $\times S_1 s_2$	»	Spaltung 15 schwarz : 1 weiss.
» $\times s_1 S_2$	»	konstant schwarz.
» $\times s_1 s_2$	»	Spaltung 3 schwarz : 1 weiss.
$s_1 s_2 \times S_1 S_2$	»	» 15 » : 1 »
» $\times S_1 s_2$	»	» 3 » : 1 »
» $\times s_1 S_2$	»	» 3 » : 1 »
» $\times s_1 s_2$	weiss	konstant weiss.

Von 15 Parzellen in F_3, von schwarzspelzigen Pflanzen abstammend, müssen also *7* konstant schwarz werden, *4* Spaltung 3 schwarz : 1 weiss, und *4* Spaltung 15 schwarz : 1 weiss ergeben.

Die empirisch gefundenen entsprechenden Zahlen waren: 17, 11, 9 (oder 11) = = 7 : 4.5 : 3.7 (oder 4.5). Eine bessere Übereinstimmung kann man, bei einer so kleinen Zahl von Parzellen, kaum verlangen.

Es hat sich also experimentell feststellen lassen, dass diese Kreuzung dem oben aufgestellten Schema wirklich folgt, und dass also die schwarze Farbe der Sorte 0668 von zwei unabhängigen Einheiten, die jede für sich mit ihrem Fehlen spalten, bedingt sein muss. Man dürfte wohl sagen können, dass die dritte Generation den vollständigen, exakten Beweis dafür gegeben hat, dass die schon nach Untersuchung von F_2 aufgestellte Annahme wirklich richtig ist.

Dieser Fall scheint ja anfangs eine offenbare Ausnahme von der Mendelschen Spaltungsregel zu sein, aber ist in Wirklichkeit gar keine solche, denn jede Elementareigenschaft spaltet ja in der gewöhnlichen Mendelschen Weise 3 : 1.

Aus den zwei Gametenverbindungen $S_1 s_2 \times s_1 S_2$ und $s_1 S_2 \times S_1 s_2$ entstehen weisse Kombinationen, $s_1 s_2$. Durch Kreuzung von zwei Sorten, die beide schwarzspelzig sind, muss man also m. a. W., wenn die schwarze Farbe der beiden Sorten von je einer selbständigen Einheit bedingt wird, weissspelzige Formen bekommen:

$$\begin{matrix} S_1 \\ | \\ s_2 \end{matrix} \times \begin{matrix} s_1 \\ | \\ S_2 \end{matrix}$$

Ein besseres Beispiel dafür, dass jede Elementareigenschaft eben mit ihrem Fehlen ein Merkmalspaar bildet, kann wohl kaum angeführt werden.

Es drängt sich jetzt noch die Frage auf, ob die beiden Einheiten, welche zusammen die schwarze Farbe der Sorte 0668 bewirken, verschiedene Nuancen der schwarzen Farbe bezeichnen, und ob sie zusammen einen tieferen Farbenton als jede für sich allein geben.

Von den 7 konstant schwarzen Parzellen der F_3 enthalten diejenigen, welche von den beiden Kombinationen $S_1 s_2 \times S_1 s_2$ und $s_1 S_2 \times s_1 S_2$ abstammen, nur eine der beiden Farbeneinheiten, S_1 oder S_2. Eine von der Kombination $S_1 S_2 \times S_1 S_2$ abstammende Parzelle enthält beide Einheiten ebenso wie die Elternsorte 0668. Die übrigen vier, $S_1 S_2 \times S_1 s_2$, $S_1 S_2 \times s_1 S_2$, $S_1 s_2 \times S_1 S_2$ und $s_1 S_2 \times \times S_1 S_2$, ergeben zwar konstant schwarze Parzellen in F_3, aber die eine von den Einheiten spaltet, und es werden also bei diesem Spalten Individuen gebildet, welche beide Einheiten homozygot enthalten ($^1/_4$), solche die nur eine homozygot besitzen ($^1/_4$), und solche die in Bezug auf die eine Einheit heterozygot sind ($^1/_2$). Wenn jede Elementareigenschaft für sich eine schwächere Farbennuance als beide zusammen verursacht, dann müssen wir erwarten, dass in F_3 von den oben erwähnten 17 konstant schwarzen Parzellen 2—3 eine tiefer schwarze Nuance bei sämtlichen Individuen ergeben; 5 sollen eine konstant hellere Nuance aufweisen, und 9—10 sollen Spaltung in tiefer und heller gefärbte Individuen zeigen.

Von den 17 konstant schwarzen Parzellen zeigten 3 bei sämtlichen Pflanzen eine ebenso tiefe braunschwarze Farbe wie 0668 (eine Parzelle war sogar ein bischen tiefer gefärbt). Sämtliche andere waren durchschnittlich heller gefärbt (mehr oder weniger), und wenigstens bei 6 war eine Aufteilung in tiefer und heller gefärbte Individuen wahrnehmbar, bei manchen sogar ziemlich frappant. Auch bei 2 anderen Parzellen mit scheinbar gleichmässiger Farbe muss eine gewisse, wenn auch unbeträchtliche Spaltung stattgefunden haben, denn als verschiedene (3, 8) Individuen dieser beiden Parzellen separat ausgesät wurden, zeigten ihre Nachkommenparzellen deutlich verschiedene durchschnittliche Farbennuance. Die übrigen 6 Parzellen zeigten gleichmässige Farbennuance bei sämtlichen Pflanzen (abgesehen von den kleinen Schwankungen, die offenbar nur zufällig, z. B. in Zusammenhang mit etwas späterer Entwickelung, zu stande kamen). Diese 6 Parzellen dürften also von den beiden Kombinationen $S_1 s_2 \times S_1 s_2$ und $s_1 S_2 \times s_1 S_2$ herrühren. Mit den berechneten Zahlen 2—3, 5 und 9—10 stimmen die empirisch gefundenen 3, 6 und 8 ja gut überein; doch darf den gewonnenen Zahlen kein all zu grosses Gewicht beigemessen werden, denn erbliche Abstufungen der schwarzen Farbe kamen ja auch bei gewöhnlichen farben-monohybriden Kreuzungen zu stande. Von den 6 Parzellen mit gleichmässig heller Farbe bei den Pflanzen zeigten 2 eine ziemlich helle, braune Nuance; die übrigen 4 waren nur wenig heller gefärbt als 0668.

Ferner ist zu erwähnen, dass von den schwarz–grau–weiss spaltenden Parzellen diejenigen, welche im Verhältniss 3 : 1 spalteten, eine deutlich hellere Durchschnittsnuance der schwarzspelzigen Individuen zeigten, als diejenigen, welche

im Verhältniss 15 : 1 spalteten. So muss dem aber auch sein, wenn S_1 und S_2, jede für sich, eine schwächere Nuance als beide zusammen bewirken; denn die im Verhältniss 3 : 1 spaltenden Parzellen gehen ja von solchen Verbindungen aus, die nur ein S (S_1 oder S_2) enthalten (siehe die Übersicht über die 16 Gametenkombinationen S. 32), nämlich $S_1 s_2 \times s_1 s_2$, $s_1 S_2 \times s_1 s_2$, $s_1 s_2 \times S_1 s_2$ und $s_1 s_2 \times s_1 S_2$. Die im Verhältniss 15 : 1 spaltenden Parzellen gehen dagegen von Verbindungen aus, die zwei S (S_1 und S_2) enthalten, nämlich $S_1 S_2 \times s_1 s_2$, $S_1 s_2 \times s_1 S_2$, $s_1 S_2 \times S_1 s_2$ und $s_1 s_2 \times S_1 S_2$, und müssen daher bei einem Teil der Pflanzen eine tiefere Farbe zeigen, was natürlich auch eine tiefere Durchschnittsnuance mit sich bringt. Bei einigen der im Verhältniss 3 : 1 spaltenden Parzellen war die Farbe sehr hell braun, was ja natürlich ist, da, wenn z. B. die homozygote $S_1 s_2 \times S_1 s_2$ nur braune Farbe bewirkt, bei der heterozygoten $S_1 s_2 \times s_1 s_2$ die Farbe noch mehr abgeschwächt, also hell braun, werden muss. Bei den anderen der im Verhältniss 3 : 1 spaltenden Parzellen war die Farbe der schwarzspelzigen Individuen etwas tiefer braun.

Sowohl aus dem Verhalten der konstant schwarzen Parzellen als aus demjenigen der spaltenden geht also hervor, dass von den beiden Einheiten, welche zusammen die schwarze Spelzenfarbe der Sorte 0668 bilden, jede für sich allein eine schwächere Nuance der schwarzen Farbe, als beide zusammen, bewirkt. Es scheint auch, als ob die eine Einheit eine etwas hellere Nuance als die andere ergeben sollte, obwohl dies aus den Untersuchungen nicht mit völliger Sicherheit hervorgeht. Qualitativ sind jedoch die Einheiten gar nicht zu unterscheiden, sondern jedenfalls nur quantitativ, d. h. sie bezeichnen verschiedene Abstufungen der braunen Farbe.

Von den zwei Einheiten erhalten wir dann drei homozygote (= konstante) Abstufungen, $S_1 s_2 \times S_1 s_2$, $s_1 S_2 \times s_1 S_2$ und $S_1 S_2 \times S_1 S_2$. Werden aber die heterozygoten Verbindungen mitgerechnet, dann sind nicht weniger als 8 Abstufungen denkbar, nämlich $S_1 S_2 \times S_1 S_2$, $S_1 S_2 \times S_1 s_2$, $S_1 S_2 \times s_1 S_2$, $S_1 S_2 \times s_1 s_2$, $S_1 s_2 \times S_1 s_2$, $S_1 s_2 \times s_1 s_2$, $s_1 S_2 \times s_1 S_2$, $s_1 S_2 \times s_1 s_2$, von denen 1 vier S, 2 drei S, 3 zwei S, 2 ein S enthalten; d. h. die Abstufungen mit dem »Mittelcharakter» werden am zahlreichsten. Es wird also von den zwei Einheiten eine kontinuierliche Variation hervorgerufen, die übrigens dadurch noch mehr kontinuierlich werden kann, dass sogar die verschiedenen Heterozygotindividuen derselben Verbindung, z. B. $S_1 s_2 \times s_1 s_2$, etwas verschiedene Farbe zeigen können.

Es geht aus diesem Fall hervor, dass bei fremdbefruchtenden Pflanzen und Tieren eigentlich nur zwei Einheiten nötig sind, um eine kontinuierliche Variation einer »Eigenschaft» hervorzurufen. Auch erscheint es nach dem gesagten weniger sonderbar, dass die Individuen mit dem mittleren Charakter am zahlreichsten sind. Dies bedeutet also nicht, dass die Variation »richtungslos» oder zufällig sei.[1]) Die

[1]) Plate (Selectionsprinzip, 3 Aufl., Leipzig 1908) hat darauf hingewiesen, dass der Begriff »zufällige Variation» nur bedeutet, dass das Zustandekommen und die Ursachen der fluktuierenden erblichen Variabilität uns unbekannt sind. Es ist aber offenbar, dass diese Variabilität, wenn sie von nur wenigen, selbständig geschaffenen Einheiten bedingt wird, über deren Entstehen wir bis jetzt fast gar nichts wissen, mit Hinsicht auf ihre Bedeutung für die Selection von der

kontinuierlich verbundenen Variationen sind nicht selbständig geschaffen, sondern hängen mit gewissen, relativ wenigen Einheiten zusammen, über deren Zustandekommen wir bis jetzt kaum mehr als Vermutungen aussprechen können.

Die Kreuzung 0353 × 0668 hat also gelehrt, dass die schwarze Farbe der Blütenspelzen beim Hafer aus zwei qualitativ nicht unterscheidbaren Elementareigenschaften bestehen kann, und zeigt zugleich, dass kleine erbliche Abstufungen dieser Eigenschaft [m. a. W. eine kontinuierliche Variation derselben] durch das verschiedene Zusammenwirken gewisser selbständigen Einheiten zustandekommen können. Es liegt deshalb nahe anzunehmen, dass die erbliche kontinuierliche Variation auch bei anderen, quantitativen Eigenschaften in ähnlicher Weise zustandekommt, und dass die zahlreichen erblichen Abstufungen, die gewisse Eigenschaften zeigen, nur durch verschiedenes Zusammentreten, verschiedene Gruppierung einer verhältnissmässig kleinen Zahl von einmal entstandenen Einheiten gebildet werden.

Besonders hervorzuheben ist, dass man an der Ausseneigenschaft, d. h. am Grad der schwarzen Farbe bei einer Sorte, gar nicht sehen kann, ob die Farbe von einer oder zwei Einheiten bedingt ist. Die Sorte 0668 hat nicht besonders tief schwarze Spelzenfarbe. Mehrere Sorten, die bei Kreuzungen nur eine Einheit für die schwarze Farbe gezeigt haben, sind entschieden tiefer gefärbt als 0668, wie z. B. die unten (unter Kreuzungen schwarz × gelb) besprochene Sorte 0680. Ebensowenig lässt die durch Kreuzung bewirkte Spaltung der schwarzen Farbe in etwas verschiedene Nuancen auf Wirkung verschiedener, unabhängiger Farbeneinheiten schliessen. Nur aus dem Zahlenverhältniss schwarz : weiss geht sicher hervor, dass bei 0668 zwei unabhängige Einheiten für die schwarze Spelzenfarbe vorhanden sein müssen. Wüsste man nicht aus den Zahlenverhältnissen schwarz : : weiss, dass dies der Fall ist, dann könnte man aus den nach der Kreuzung entstehenden Abstufungen der schwarzen Farbe garnicht darauf schliessen, dass zwei Einheiten vorhanden wären, von denen die eine ein wenig tiefere Farbe als die andere bewirkt, während beide zusammen eine noch etwas tiefere Farbe ergeben. Denn auch wenn die schwarze Farbe aus nur einer Elementareigenschaft besteht, so entstehen ja, wie oben erörtert wurde, nach Kreuzung einer schwarzen Sorte mit einer weissen andere erbliche Abstufungen der schwarzen Farbe als diejenige des Elters, und die bezüglichen Differenzen können bisweilen, z. B. bei der Kreuzung 0301 × × 01002, noch grösser als bei der hier besprochenen Kreuzung sein. Die Einheiten können sich also in ihrer äusseren Wirkung sehr ähnlich und doch von einander völlig unabhängig sein.

---

jetzigen Forschung in einem ganz anderen Sinne aufzufassen ist als von der vormendelschen Forschung.

Wichtig ist auch zu betonen, dass die verschiedenen Bastardindividuen derselben Kreuzung sich in F_2 in ganz gleicher Weise verhalten haben. Die Bildung der verschiedenen Gameten-Arten erfolgt somit in sämtlichen Fällen mit derselben Gesetzmässigkeit.

Dagegen bleibt es noch übrig zu untersuchen, ob die Sorte 0668 bei Kreuzung mit verschiedenen Sorten sich immer auf dieselbe Weise verhält, was jedoch sehr wahrscheinlich ist; denn in den Fällen, wo andere Sorten mit mehreren verschiedenen Sorten gekreuzt worden sind, haben sie sich stets gleich verhalten (vergl. näher unten). Es scheint aber, als ob bei den meisten Sorten die schwarze Farbe der Spelzen aus nur einer Einheit bestehe, da ja von 13 Kreuzungen schwarz × weiss 12 die gewöhnliche Spaltung 3 : 1 zeigen. Noch zwei andere schwarze Sorten, die nur mit gelben (nicht mit weissen) gekreuzt worden sind, 0450 und 0680 (vergl. unten), haben auch nur eine Einheit für die schwarze Farbe. Von 15 schwarzen Sorten hat also nur eine einzige zwei Einheiten für die schwarze Farbe gezeigt. Auch ist es wohl meistens dieselbe Einheit, welche die Farbe verschiedener schwarzspelzigen Sorten bewirkt, denn bei den bisher von mir untersuchten Kreuzungen schwarz × schwarz ist es nicht eingetroffen, dass weisse Individuen in F_2 ausgespaltet worden sind. Doch habe ich bis jetzt nur 4 solche Kreuzungen (0401 × 0487, 0401 × 0491, 0408 × 0450 und 0401 × 0450) in F_2 untersucht. Es mag also eine Aufgabe fortgesetzter Forschungen sein, näher zu ermitteln, wie viele selbständig von einander auftretende Einheiten es giebt, die die schwarze Farbe der Blütenspelzen beim Hafer bewirken können.

Es hat sich immerhin durch die gemachten Untersuchungen herausgestellt, dass die vielen erblichen Abstufungen der schwarzen Spelzenfarbe beim Hafer, tief kastanienbraun — hell zimtbraun, auf zweierlei Weisen zustandekommen können, teils nur als Folgeerscheinung anderer Eigenschaftskombinationen, teils aber auch durch Zusammenwirken selbständiger Farbeneinheiten.

b. *Gelb × weiss.*

Zu dieser Gruppe gehören 10 Kreuzungen zwischen verschiedenen Sorten. Die Kreuzung zwischen den Sorten 0386 und 0924 wurde reciprok gemacht, teils mit 0386 als Mutter und 0924 als Vater, teils umgekehrt.

Eltern	Farbe des F_1-Individuums	Anzahl von Individuen in F_2		Anzahl separat ausgesäter Individuen von F_2		Anzahl von Parzellen in F_3		
		gelb—gelblich	weiss	gelb—gelblich	weiss	konstant gelb	spaltend gelb—weiss	konstant weiss
0101 gelb × 0353 weiss	schwach gelblich	85	75	85	75	41	84	35
0101 » × 0950 »	weiss	311	251	12	5	7	8	2
0700 weiss × 0101 gelb	gelblich	147	68	—	—	—	—	—
0193 gelb × 0351 weiss *a*	weiss	83	32	—	—	—	—	—
» » » » *b*	»	44	25	—	—	—	—	—
» » » » *c*	»	33	14	—	—	—	—	—
» » » » *d*	»	37	19	—	—	—	—	—
0196 » × 0302 » *a*	»	41	18	—	—	—	—	—
» » » » *b*	»	13	5	—	—	—	—	—
» » » » *c*	»	22	10	—	—	—	—	—
» » » » *d*	»	18	13	—	—	—	—	—
0315 weiss × 0386 gelb *a*	»	25	36	—	—	—	—	—
» » » » *b*	schwach gelblich	32	64	—	—	—	—	—
0380 gelb × 0353 weiss *a*	»	29	52	—	—	—	—	—
» » » » *b*	weiss	56	71	—	—	—	—	—
0386 » × 0512 » *a*	gelblich	25	89	—	—	—	—	—
» » » » *b*	»	18	54	—	—	—	—	—
0386 » × 0925 » *a*	weiss	18	21	—	—	—	—	—
» » » » *b*	schwach gelblich	60	82	—	—	—	—	—
0386 » × 0924 » *a*	weiss	13	28	—	—	—	—	—
» » » » *b*	schwach gelblich	30	96	—	—	—	—	—
» » » » *c*	gelblich	40	78	—	—	—	—	—
0924 weiss × 0386 gelb *a*	schwach gelblich	17	81	—	—	—	—	—
» » » » *b*	weiss	22	86	—	—	—	—	—

Diese Kreuzungen bieten wenig Interessantes. Die Bastardindividuen der F_1 haben die gelbe Farbe mehr oder weniger abgeschwächt (gelblich) oder sogar garnicht hervortretend, in welchem Falle die Spelzen weiss erscheinen. Die als weiss bezeichneten Individuen der F_1 sind an der Farbe von den weissen Elternsorten wenigstens nicht sicher zu unterscheiden, obwohl die Spelzen im allgemeinen nicht

so klar weiss erscheinen. Aber auch bei den rein weissen Formen kann die Farbe infolge gewisser äusseren Umstände, wie z. B. viel Regen in der Reifezeit, statt ganz rein weiss etwas bräunlich werden und eine vollständige Trennung der genannten Bastardindividuen von den homozygoten weissen daher unmöglich machen.

Die Spaltung in F_2 ergiebt daher, d. h. weil die Heterozygoten zum Teil weiss erscheinen, bei sämtlichen Kreuzungen zu viel weisse Individuen. Bei gewissen Kreuzungen betragen die weissen etwa die Hälfte von den gelben–gelblichen, bei anderen dagegen sind sie ungefähr ebenso zahlreich wie diese oder noch viel zahlreicher. Als weiss wurden solche Individuen bezeichnet, bei denen von der gelben Färbung nichts sicher hervortrat; aber da eine bestimmte scharfe Grenze zwischen den rein weissen und den schwach gelblichen nicht gezogen werden kann, ist natürlich den in F_2 gewonnenen Zahlen kein grosser Wert beizulegen.

Immerhin scheinen diese Zahlen zu zeigen, dass die Farbendifferenzen zwischen den verschiedenen F_1-Individuen derselben Kreuzung sich auch hier nicht an der F_2-Spaltung bemerklich machen. Die weissen Bastardindividuen geben in F_2 keinen grösseren Prozentsatz weisser Abkömmlinge als die gelblichen Bastardindividuen.

Das Verhältniss gelb–gelblich : weiss in F_2 ist wie gesagt sehr verschieden bei verschiedenen Kreuzungen. Am zahlreichsten sind die weissen Individuen bei den Kreuzungen, wo die Sorte 0386 als Elter auftritt, was wohl daher kommt dass diese Sorte an sich eine relativ helle gelbe Farbe besitzt. Bei den Kreuzungen 0386×0512 und 0924×0386 dürften wohl sogar sämtliche Heterozygoten der F_2 weiss sein, denn die weissen Individuen sind ja hier wenigstens dreimal zahlreicher als die gelben–gelblichen. Infolge des verschiedenen Verhaltens der Heterozygoten lässt sich natürlich aus der F_2-Spaltung über das Vorkommen des gewöhnlichen Mendelschen Verhältnisses 1 : 2 : 1 nichts sicheres erschliessen. Eine von den Kreuzungen, 0101×0353, wurde jedoch in F_3 vollständig verfolgt, und dann stellte sich, wie aus der obenstehenden Übersicht hervorgeht, das genannte Verhältniss sicher heraus, indem etwa $^1/_4$ von den Parzellen konstant gelb, $^1/_4$ konstant weiss waren, $^1/_2$ dagegen spaltete. Von den 75 als weiss bezeichneten Individuen der F_2 zeigten sich nicht weniger als 40 als Heterozygoten, indem sie in F_3 gelbe und weisse Nachkommen ergaben. Die übrigen 35 erwiesen sich dagegen als homozygot weiss. Die 85 als gelb–gelblich zusammengefassten Pflanzen wurden in zwei Gruppen aufgeteilt; 25 konnten als rein gelb (wie die Muttersorte), 60 als gelblich bezeichnet werden. Von den 25 als rein gelb bezeichneten Pflanzen zeigten sich 23 konstant gelb in F_3, 2 dagegen spalteten in gewöhnlicher Weise. Von den 60 gelblichen Pflanzen blieben 18 konstant gelb(–gelblich), während 42 Spaltung ergaben.

Aus diesen Zahlen gehen zwei Tatsachen hervor. Erstens wird es offenbar, dass die Heterozygoten in F_2 sowohl gelb als gelblich oder weiss werden können. Die Spaltung in F_2 wird also im höchsten Grade »unrein». In F_2 findet man

einen durch unmerkliche Nuancen allmählich verlaufenden Übergang von den am stärksten gelben Individuen zu den rein weissen. Gewisse Individuen sind nur etwas schwächer gelb als die Muttersorte, bei anderen ist die gelbe Farbe deutlicher abgeschwächt, gelblich; diese nehmen eine Mittelstellung ein. Wieder andere haben die gelbe Farbe nur schwach und ausserdem nicht an allen Spelzen angedeutet. Ferner giebt es, wie oben erwähnt, solche, die nicht mit Sicherheit von den weissen unterschieden werden können, und zuletzt rein weisse.

Bei Kreuzung zwischen gelb und weiss bilden also die heterozygoten F_2-Individuen eine vollkommen kontinuierliche Serie von Variationen zwischen den Extremen gelb und weiss. Bei Kreuzung zwischen schwarz und weiss zeigten die heterozygoten Individuen die schwarze Farbe mehr oder weniger, oft stark abgeschwächt, aber eine Diskontinuität war doch hier noch insoweit vorhanden, als die schwarzspelzigen Individuen, obwohl mit noch so abgeschwächter Farbe, doch immer mit Sicherheit von den weissspelzigen unterschieden werden konnten. Bei Kreuzung zwischen gelb und weiss ist aber dem nicht so. Hier ist gar keine Diskontinuität in der Farbenserie vorhanden, indem die Lücken von den Heterozygoten völlig ausgefüllt werden. Gelb und weiss erscheinen nur als die Extreme der Variationsserie. Dies ist also ein Beispiel dafür, dass bei Fremdbestäubern durch sogar nur e i n e Elementareigenschaft eine kontinuierliche, fluktuierende (von äusseren Umständen unabhängige) Variation geschaffen werden kann.

Z w e i t e n s ist aber zu bemerken, dass von den 60 als gelblich bezeichneten Individuen der F_2 18 in F_3 nicht gelb–weiss spalteten, sondern Nachkommenparzellen mit nur gelben(–gelblichen) Individuen ergaben und also hinsichtlich der gelben Farbe homozygot waren. Von diesen 18 Parzellen zeigten wenigstens 7 eine durchschnittlich hellere Nuance der gelben Farbe als die Muttersorte 0101, obwohl nur ein paar Parzellen diese hellere Nuance bei sämtlichen Pflanzen zeigten. Es ist also hier dasselbe Verhältniss wie bei den Kreuzungen schwarz × weiss; manche der homozygoten Pflanzen zeigen die gelbe Farbe abgeschwächt, und diese Abschwächung ist erblich. Erbliche Abstufungen der gelben Farbe werden also gebildet, auch wenn diese Eigenschaft in gewöhnlicher Weise 1 : 2 : 1 spaltet. Derartige erbliche Abstufungen können ebenso wie bei der schwarzen Farbe wohl als Folgeerscheinung des Zusammentretens anderer Eigenschaften betrachtet werden. Alle homozygoten Abstufungen der gelben Farbe, die ich beobachtet habe, können doch, wenigstens am Mittelcharakter, sicher von der weissen Farbe unterschieden werden. Die homozygote Variationsserie ist also hier noch bis zu einem gewissen Grad diskontinuierlich. (Bei der grauen Farbe dagegen verbindet auch die homozygote Variation in kontinuierlicher Weise das extrem graue mit weiss; vgl. näheres unten.) Es giebt bekanntlich unter den aus alten Haferrassen reingezüchteten gelbspelzigen Sorten solche mit etwas tiefer und solche mit etwas heller gelber Farbe, Abstufungen die treu erblich sind. Diese Abstufungen können folglich in der genannten Weise, als Folgeerscheinung der speziellen Kombination anderer Eigenschaften zu stande kommen. Dagegen ist bei meinen Untersuchungen bis

jetzt kein Fall eingetroffen, der auf mehrere Farbeneinheiten bei der gelben Farbe schliessen lässt.

Dass die Heterozygotindividuen der F_2, wie oben besprochen wurde, sich so verschieden verhalten, dass bei einigen die gelbe Farbe rezessiv, bei anderen (seltenen) dominierend ist, während wieder andere intermediär sind, ist wohl also nicht allein — so wie die Verschiedenheiten der F_1-Individuen — rein entwickelungsmechanisch zu erklären, sondern hängt wahrscheinlich zum Teil auch damit zusammen, dass bei der Gametenbildung der F_1-Individuen tiefer und heller gelbe Abstufungen von oben erwähnter Art gebildet werden, die in Verbindung mit weiss ein verschiedenes Resultat ergeben. Solche Unterschiede zwischen den F_2-Heterozygoten sollen dann aber auch an ihren Nachkommen zum Vorschein kommen. Die weissen, gelblichen und gelben Heterozygotindividuen der F_2 schienen doch in ähnlicher Weise zu spalten, obwohl die Sache wegen der Schwierigkeit gelb, gelblich und weiss von einander zu trennen, nicht näher untersucht wurde.

Es ist jedoch nicht ganz unwahrscheinlich, dass auch die gelbe Farbe verschiedener Sorten von verschiedenen Einheiten bedingt sein kann. Dafür spricht der Umstand, dass bei vielen Formen (z. B. den meisten aus Propsteierhafer gezüchteten gelbspelzigen Formen) die gelbe Farbe mit Grannenlosigkeit oder schwacher Begrannung korrelativ verbunden ist (was unten näher besprochen wird), während bei anderen Sorten, z. B. 0101, die gelbe Farbe mit einem hohen Grad von Begrannung vereint wird. Doch können nur Kreuzungen zwischen den bezüglichen gelben Sorten nähere Aufklärung darüber geben.

Von der Kreuzung 0101 × 0950 wurden nur wenige Pflanzen der F_2 weiter ausgesät, aber es zeigte sich hier dasselbe Verhältniss, dass nämlich gewisse von den in F_2 als weiss bezeichneten Pflanzen in F_3 Spaltung gelb–gelblich–weiss ergaben, also heterozygot waren. Sämtliche 6 als rein gelb bezeichneten Pflanzen zeigten sich in F_3 konstant gelb; bei zwei von den Nachkommenparzellen waren jedoch die Pflanzen zum geringeren Teil gelblich. Von 9 als gelblich bezeichneten Pflanzen der F_2 zeigten 8 Spaltung in F_3, eine dagegen ergab hauptsächlich gelbliche und daneben einige gelbe Nachkommenpflanzen. Auch hier dürften also schwächere Abstufungen der gelben Farbe bei gewissen homozygot gelben Individuen der F_2 zustande kommen.

Die Kreuzung 0101 × 0950 verhielt sich also in Bezug auf die weissen Individuen der F_2 offenbar auf dieselbe Weise wie die Kreuzung 0101 × 0353, und es liegt gar kein Grund zu der Annahme vor, dass die übrigen Kreuzungen sich auf andere Weise verhalten hätten, wenn sie in F_3 geprüft worden wären.

Es kann wohl also nicht bezweifelt werden, dass das gewöhnliche Mendelsche Verhältniss 1 : 2 : 1 bei den gemachten Kreuzungen gelb × weiss überall besteht. Als kurze Zusammenfassung der Untersuchungen sei übrigens nur hervorgehoben, teils dass erbliche Abstufungen der gelben Farbe durch Kreuzungen gelb × weiss zustandekommen können, auch wenn die gelbe Farbe aus nur einer Elementareigenschaft besteht (ebenso wie es bei der schwarzen Farbe der Fall war), teils

auch, dass die F_2-Heterozygoten ($G \times g$ und $g \times G$) eine kontinuierliche Reihe von Farbenübergängen zwischen gelb und weiss bilden.

c. *Grau × weiss.*

Es sind nur zwei solche Kreuzungen von mir gemacht worden, 0353 weiss × × 0669 grau und 0353 weiss × 0501 grau.

Bei *0353 × 0669* bestand F_1 aus zwei Individuen, *a*, *b*, welche die graue Farbe stark abgeschwächt zeigten, indem dieselbe nämlich nur an der oberen Blütenspelze und ausserdem nur bei gewissen Ährchen der Rispe zum Vorschein kam. Die Spaltung in F_2 ist natürlich, wegen der bei den heterozygoten Individuen abgeschwächten und nur hier und da in den Ährchen erscheinenden grauen Farbe, ebenso wie bei der gelben Farbe, schwierig genau zu ermitteln.

a. F_2. 10 grau, 5 weiss.
b. » 105 » 49 »

Die Kreuzung ist nicht in F_3 verfolgt worden, und es hat sich deshalb nicht exakt ermitteln lassen, ob einige unter den als weiss bezeichneten Individuen in Wirklichkeit den Heterozygoten zugehören, was jedoch sehr wahrscheinlich ist; denn wenn die graue Farbe nur an wenigen Spelzen sichtbar und ausserdem stark abgeschwächt ist, lässt sich eine Trennung von den rein weissen nur schwer vornehmen. Auch hier, ebenso wie bei der gelben Farbe, giebt es nämlich alle Übergänge zwischen deutlich pigmentierten Individuen und rein weissen. Bei gewissen Individuen zeigt sich bisweilen ein schwacher Stich ins Graue, ohne dass das Auge doch mit Sicherheit entscheiden kann, ob dies vom Vorhandensein der grauen Farbe oder von einer nur durch äussere Umstände bewirkten Trübung der weissen Farbe herrührt. Es ist deshalb wohl ziemlich sicher, dass die als weiss bezeichneten Individuen zum Teil heterozygotisch sind, und dass das gewöhnliche Mendelsche Verhältniss 1 : 2 : 1 auch hier vorhanden ist. 2 von den 105 grauen Pflanzen der Linie *b* zeigten sich etwas stärker grau als die Elternsorte 0669.

Die zweite Kreuzung *0353 × 0501* ist insofern von Interesse, als die grauspelzige Sorte 0501 nur unter gewissen äusseren Umständen die graue Farbe hervortreten lässt. Die graue Farbe ist bei dieser Sorte so schwach ausgebildet, dass sie auf Lehmboden immer weiss zu sein scheint. Auf Sandboden dagegen, wo überhaupt bei allen grauspelzigen Sorten die graue Farbe stets stärker entwickelt wird, zeigt die Sorte, dass sie in Wirklichkeit den Grauhafer- und nicht den Weisshafersorten angehört. Von der grauen Farbe giebt es beim Hafer mehrere treu erbliche (homozygote) Abstufungen, stärkere und schwächere, und die deutlich grauen Abstufungen werden mit den rein weissen durch eine solche Abstufung wie diejenige der Sorte 0501 kontinuierlich verbunden. Eine Kontinuität der Variation wird also hier nicht nur durch die heterozygoten Individuen, sondern auch durch homozygote Formen zustande gebracht.

Da die Kreuzung auf Lehmboden bearbeitet wurde, wo die Sorte 0501 weiss erscheint, sollte selbstverständlich eine Spaltung in F_2 nicht hervortreten. Es waren

jedoch unter 27 Individuen der F_2 5, welche die graue Farbe im Gegensatz zu der Elternsorte 0501 deutlich zeigten, und bei einem von diesen war die graue Farbe sogar ziemlich stark entwickelt. Sämtliche 27 Individuen wurden separat in verschiedenen Reihen ausgesät, und in F_3 zeigte es sich dann, dass von den 5 deutlich grauen Individuen 1 nur graue (doch stärker und schwächer graue) Nachkommenindividuen ergab; 1 lieferte überwiegend graue Individuen, aber daneben einige ohne sichtbares Grau; bei den übrigen drei waren die Nachkommenindividuen wenigstens zum Teil deutlich grau. Aber auch manche nichtgraue Individuen der F_2 ergaben in der Nachkommenschaft einzelne oder bisweilen sogar ziemlich viele deutlich graue Individuen, ganz so wie dem sein muss, wenn der Grad der Ausbildung ein und derselben Elementareigenschaft, in diesem Falle der grauen, von dem Kombinieren anderer Eigenschaften beeinflusst wird, denn dann müssen gewisse Parzellen der F_3 die graduelle Spaltung der F_2 wiederholen. Die Sorte 0501 zeigte in dem Jahre, wo die F_3 dieser Kreuzung angebaut wurde (1908), fortwährend nichts Graues an den Spelzen. Das Verhalten der F_3 hat gezeigt, dass die deutlichere Ausbildung der grauen Farbe bei gewissen Individuen der F_2 keine zufällige Erscheinung war, sondern eine erbliche, in der speziellen Konstitution der Gameten begründete, wenn auch Konstanz der neuen Abstufungen in F_3 nicht zu erwarten ist.

Durch die Kreuzung wurde also die graue Farbe der Sorte 0501 »ausgelöst», oder richtiger, Individuen entstanden, bei denen die graue Farbe verstärkt war und dadurch auch auf Lehmboden sichtbar wurde. Auch wenn die graue Farbe aus nur einer Elementareigenschaft besteht, kann der Grad ihrer Ausbildung — wahrscheinlich infolge des Einflusses anderer Eigenschaften — schwanken. Wenn diejenige Gesamtkombination von allerlei Eigenschaften, die die Sorte 0501 darstellt, der Ausbildung der grauen Farbe auf irgend eine Weise ungünstig ist, können ja durch Kreuzung mit anderen Sorten leicht solche Neukombinationen entstehen, die für die Ausbildung der grauen Farbe günstiger sind, und eine Verstärkung derselben wird die Folge davon sein.

Auch von der grauen Farbe können also durch Kreuzungen andere erbliche Abstufungen als diejenige des Elters gebildet werden, ebenso wie wir es bei der schwarzen und gelben Farbe gesehen haben. Sowohl Verstärkungen als Abschwächungen sind gewiss möglich, obwohl, da erst die F_3 sicher zeigen kann, ob Abschwächungen vorliegen, bisher nur Verstärkungen konstatiert worden sind.

d. *Schwarz × gelb.*

Sieben Kreuzungen zwischen verschiedenen Sorten gehören zu dieser Gruppe: 0375 × 0401, 0375 × 0450, 0101 × 0202, 0401 × 0101, 01002 × 0101, 0386 × 0670 und 0386 × 0680. Von den zuerst ausgeführten lag mir im Jahre 1902 die zweite Generation vor, und es fiel sofort auf, dass neben den schwarzen und gelben Individuen auch weisse in ziemlich grosser Zahl gebildet wurden.

Die naheliegende Deutung dieses Verhältnisses habe ich jedoch erst gefunden, nachdem es sich gezeigt hatte, dass ein solches Bilden weisser Individuen auch bei allen später untersuchten Kreuzungen schwarz × gelb regelmässig eintrat, und vor allem nachdem das Verhalten der F_3 untersucht worden war.

Die Erklärung basiert natürlich darauf, dass die schwarze (S) und gelbe (G) Farbe zwei verschiedene Elementareigenschaften sind, die nicht mit einander, sondern jede mit ihrem Fehlen (s resp. g) ein Merkmalspaar bilden. Die Kreuzungen werden dann dihybrid und müssen, wie aus dem beifolgenden Schema ersichtlich, weisse Individuen (sg) bilden:

schwarzspelzige Elternsorte		gelbspelzige Elternsorte
S		s
|	$\times$	|
g		G

Es werden vier Arten von Gameten gebildet, SG, Sg, sG und sg, die sich auf 16 verschiedene Weisen vereinigen können:

	F_2	F_3
$SG \times SG$	schwarz (+ gelb, aber gelb nicht sichtbar)	konstant schwarz (+ gelb, aber gelb nicht sichtbar)
» $\times Sg$	schwarz (+ gelblich)	konstant schwarz (Spaltung von gelb, aber nicht sichtbar)
» $\times sG$	schwarz (+ gelb)	Spaltung 3 schwarz : 1 gelb
» $\times sg$	schwarz (+ gelblich)	Spaltung 12 schwarz : 3 gelb–gelblich : 1 weiss
$Sg \times SG$	schwarz (+ gelblich)	konstant schwarz (Spaltung von gelb)
» $\times Sg$	schwarz	konstant schwarz
» $\times sG$	schwarz (+ gelblich)	Spaltung 12 schwarz : 3 gelb–gelblich : 1 weiss
» $\times sg$	schwarz	Spaltung 3 schwarz : 1 weiss
$sG \times SG$	schwarz (+ gelb)	Spaltung 3 schwarz : 1 gelb
» $\times Sg$	schwarz (+ gelblich)	Spaltung 12 schwarz : 3 gelb–gelblich : 1 weiss
» $\times sG$	gelb	konstant gelb
» $\times sg$	gelblich	Spaltung 3 gelb–gelblich : 1 weiss
$sg \times SG$	schwarz (+ gelblich)	Spaltung 12 schwarz : 3 gelb–gelblich : 1 weiss
» $\times Sg$	schwarz	Spaltung 3 schwarz : 1 weiss
» $\times sG$	gelblich	Spaltung 3 gelb–gelblich : 1 weiss
» $\times sg$	weiss	konstant weiss.

In F_2 sollen also von 16 Individuen 12 schwarz, 3 gelb–gelblich (vorausgesetzt, dass alle Heterozygoten gelb × weiss = gelb–gelblich sind) und 1 weiss werden. In F_3 sollen sich von den 12 schwarzen Individuen 4 konstant zeigen, d. h. nur schwarze Nachkommen ergeben, 4 sollen die Spaltung schwarz–gelb–weiss wiederholen, während 2 (nach den Verbindungen $Sg \times sg$ und $sg \times Sg$, bei denen beide Gameten

der gelben Farbe entbehren) nur schwarz und weiss ergeben können. Wieder 2 andere (nach den Verbindungen $SG \times sG$ und $sG \times SG$, bei denen beide Gameten die gelbe Farbe besitzen und also nur mit Hinsicht auf die schwarze Einheit differieren) können nur Spaltung der schwarzen Farbe zeigen, also nur schwarz + gelbe (= schwarze, da die gelbe Farbe nicht sichtbar ist) und gelbe Nachkommen ergeben. Bei Kreuzungen zwischen schwarzen und gelben Sorten bilden also, wenn die schwarze Sorte zugleich die gelbe Elementareigenschaft besitzt, die schwarze und gelbe Farbe scheinbar ein Merkmalspaar (vrgl. S. 28). Wird aber die betreffende schwarze Sorte (*SG*) mit einer weissen (*sg*) gekreuzt, dann stellt sich das richtige Verhältniss heraus, indem nämlich jetzt in F_2 gelbe Individuen (*Gs*) ausgespaltet werden, woraus es sich ergiebt, dass die schwarze Sorte zugleich die gelbe Elementareigenschaft besitzt. Zwei von den schwarzen Individuen im obigen Schema, welche in F_3 die Spaltung 12 schwarz : 3 gelb–gelblich : 1 weiss zeigen, gehen ja auch von Verbindungen aus ($SG \times sg$ und $sg \times SG$), bei denen die eine Gamete schwarz + gelb, die andere weiss ist.

Die Kreuzung *0375 gelb × 0401 schwarz*, welche in F_3 verfolgt worden ist, bestätigt durchaus die oben aufgestellte Annahme. F_1 bestand aus vier Individuen, *a*, *b*, *c*, *d*. F_2 ergab folgende Zahlen:

a.	155 schwarz,	43 gelb–gelblich,	15 weiss = 10.3 schwarz : 2.9 gelb–gelblich :	: 1 weiss = 2.7 schwarz : 1 gelb–weiss
b.	80 »	20 gelb–weiss	= 4.0 schwarz : 1 gelb–weiss	
c.	193 »	66 »	» = 2.9 » 1 » »	
d.	209 »	38 »	» = 5.5 » 1 » »	
Summa	637 schwarz,	182 gelb–weiss	= 3.5 schwarz : 1 gelb–weiss.	

Von *a* wurden alle einigermassen gut entwickelten Pflanzen (185), wovon 131 schwarze, 39 gelbe–gelbliche und 15 weisse, weiter separat in getrennten Reihen ausgesät. Diese F_3-Parzellen verhielten sich auf folgende Weise:

45 waren konstant schwarz,
20 zeigten Spaltung schwarz–gelb,
43 » » schwarz–gelb–weiss,
23 » » schwarz -weiss,
16 waren konstant gelb,
23 zeigten Spaltung gelb–weiss,
15 waren konstant weiss.

Schon aus der F_2 geht deutlich hervor, dass diese Kreuzung eine dihybride sein muss, obwohl die Schwierigkeit, gelb von weiss zu trennen, das genaue Ermitteln der Zahlenverhältnisse verhindert. Nach Untersuchung der F_3 kann aber kein Zweifel mehr darüber bestehen. Schon der Umstand, dass gewisse Parzellen nur schwarz und weiss, andere nur schwarz und gelb enthalten, während wieder andere

die Spaltung schwarz–gelb–weiss wiederholen, beweist genügend, dass schwarz mit gelb kein Merkmalspaar bildet, sondern unabhängig von gelb spaltet. Auch die gegenseitigen Zahlenverhältnisse der sieben verschiedenen Parzellengruppen, die mit den theoretisch erwarteten grösstenteils sehr gut übereinstimmen, zeigen deutlich, dass diese Kreuzung dem oben aufgestellten Schema wirklich folgt.

Man darf wohl also sagen, dass die dritte Generation den sicheren experimentellen Beweis für die Annahme gegeben hat, dass die schwarze und die gelbe Farbe unabhängig von einander je ein Merkmalspaar mit ihrem Fehlen bilden, dass folglich vier Gameten entstehen und auf die oben ausgeführte Weise 16 verschiedene Verbindungen, wovon 4 homozygote, eingehen.

Die übrigen Linien, *b*, *c*, *d* wurden in F_3 nicht untersucht. Bei allen wurden in anscheinend gleichem Masse weisse Individuen in F_2 gebildet. Wegen der Schwierigkeit, in F_2 gelb von weiss genau zu unterscheiden, wurde jedoch eine Aufteilung in gelbe und weisse nicht gemacht.

Die zweite Kreuzung, *0375 gelb × 0450 schwarz*, hat grössere Schwierigkeiten hinsichtlich einer befriedigenden Erklärung geboten. Auch hier wurden weisse Individuen in F_2 gebildet, aber in gar zu grosser Anzahl.

Spaltung in F_2: 241 schwarz, 12 gelb–gelblich, 59 weiss = 3.4 schwarz : 1 gelb–weiss. In F_3 wurden geprüft:

230 schwarze Individuen, von denen 89 konstant schwarz blieben, 141 schwarz–
–nicht schwarz spalteten,
12 gelbe–gelbliche » » » 5 » gelb–gelblich blieben, 7 gelb–gelblich–
–weiss spalteten,
59 weisse » » » 32 » weiss » 27 gelb–gelblich–
–weiss spalteten.

Von den 141 schwarz–nicht schwarz spaltenden Parzellen wiederholte — wie auch zu erwarten war — ein Teil die Spaltung schwarz–gelb–weiss, während einige die Spaltung schwarz–gelb zeigten. Die meisten spalteten jedoch schwarz–weiss. Wegen zu geringer Individuenzahl in den Parzellen (in jeder höchstens 30 Pflanzen) war es jedoch nicht möglich zu ermitteln, wie viele Parzellen in Wirklichkeit die Spaltung schwarz–gelb–weiss hatten, denn, wenn die Individuenzahl zu gering ist, werden natürlich auch bei solchen Parzellen nur schwarze und weisse Individuen vorkommen (in F_2 kam ja nur 1 gelbes Individuum auf 26). Die Zahl der deutlich nur schwarz–gelb spaltenden Parzellen war 12.

In F_3 zeigte sich also wie gewöhnlich, dass viele von den als weiss bezeichneten Individuen heterozygot waren und folglich Spaltung gelb–weiss ergaben; aber umgekehrt zeigten sich von den 12 als gelb–gelblich bezeichneten Pflanzen nur 5 konstant gelb, die übrigen spalteten gelb–weiss.

Zur Deutung des merkwürdigen Verhaltens dieser Kreuzung könnte man sich z. B. vorstellen, dass die gelbe Farbe von zwei Einheiten bedingt wäre; aber dann

müsste die gelbe Farbe der Sorte 0375, die ja bei der Kreuzung 0375 × 0401 auf gewöhnliche Weise spaltete, einmal monohybrid, ein anderes Mal dihybrid spalten, was sonst nie eingetroffen und also höchst unwahrscheinlich ist. Wahrscheinlicher ist, dass die Sorte 0450 neben der schwarzen Einheit eine zweite besitzt, infolge deren Vorhandensein die gelbe Farbe auf irgend eine Weise unsichtbar gemacht wird.

Bei der schwarzspelzigen Sorte 0401 entstehen regelmässig, obwohl in sehr geringer prozentischer Zahl, sobald die Sorte während einiger Generationen von einem Individuum aus vermehrt worden ist, weissspelzige Formen, die sonst den gewöhnlichen Charakter (z. B. an Form der Körner, Begrannung, Rispentypus, Habitus) der Sorte 0401 tragen.[1]) Möglicherweise entstehen diese Abweichungen durch ganz spontanes Wegfallen der schwarzen Elementareigenschaft. Bei der Sorte 0450, im mittleren Schweden im Grossen gebaut, kommen in ähnlicher Weise regelmässig grauspelzige Abweichungen vor. Werden aber solche grauspelzige Formen auf dem Svalöfer Lehmboden angebaut, dann tritt die graue Farbe nicht deutlich hervor; die Spelzen scheinen weiss (doch allerdings etwas bräunlich weiss) zu sein. Ganz dieselbe etwas dunkle, bräunlich-weisse Farbe charakterisiert viele als weiss bezeichnete F_2-Individuen der Kreuzung 0375 × 0450. Obwohl nicht experimentell festgestellt, lässt es sich also ziemlich sicher behaupten, dass die Sorte 0450 neben der schwarzen Farbe auch eine schwache Nuance der grauen Farbe besitzt, wie ja auch, nach dem oben (S. 25—28) angeführten, mehrere andere Sorten die graue Farbe neben der schwarzen besitzen können. Dass die gelbe Farbe von der grauen weniger sichtbar gemacht werden kann, geht aus anderen, unten erwähnten Kreuzungen hervor. Könnte man sich denken, dass die Unterdrückung der gelben Farbe durch die graue so weit gehen könnte, dass das blosse Vorhandensein der grauen Farbeneinheit in einer der Gameten genügte, um die gelbe Farbe unsichtbar zu machen, dann sollten von 16 nicht schwarzen Individuen nur 3 die gelbe Farbe erscheinen lassen. Bei Kreuzung gelb (*G gr.*) × grau (*g Gr.*) werden nämlich von den vier Gameten *G Gr.*, *G gr.*, *g Gr.* und *g gr.* unter den möglichen 16 Verbindungen nur 3 gebildet, bei welchen die graue Farbe in beiden Gameten fehlt, aber die gelbe in einer oder beiden Gameten vorhanden ist, nämlich *G gr.* × *G gr.*, *G gr.* × *g gr.*, *g gr.* × *G gr.* Unter der genannten Voraussetzung sollten also 3 gelbe–gelbliche Individuen auf 13 ohne gelb gebildet werden. Gefunden sind 12 gelbe–gelbliche auf 59 ohne gelb = 3 : 14.8. Von den drei genannten Verbindungen wird aber nur eine, *G gr.* × *G gr.*, konstant gelbe Nachkommen in F_3 ergeben; es wird also 1 konstant gelbe Parzelle auf 16 entstehen. Gefunden sind 5 konstant gelbe Parzellen auf 71 = 1 : 14.2. Unter den schwarz — nicht schwarz spaltenden Parzellen soll in derselben Weise 1 Parzelle mit der Spaltung schwarz–gelb (wo die gelbe Farbe konstant ist, obwohl bei den schwarzen Individuen von der schwarzen Farbe gedeckt) auf 16 vorkommen. Gefunden sind 12 Parzellen mit der Spaltung

[1]) H. Nilsson-Ehle, Om hafresorters konstans. Sver. Utsädesfören. Tidskr. 1907, p. 227. Ref. in Journal f. Landwirtsch. 1908, p. 303.

schwarz–gelb auf 141 = 1 : 11.8. Diejenigen 7 Kombinationen, welche *Gr.* in den beiden Gameten enthalten oder *G* in den beiden Gameten entbehren, sollen in F_3 konstant weiss bleiben, wogegen die übrigen 8 die Spaltung gelb–weiss zeigen müssen. Gefunden sind 32 konstant weisse, 34 gelb–weiss spaltende Parzellen = 7 : 7.4.

Freilich ist mein Versuch, das eigentümliche Verhalten dieser Kreuzung auf obengenannte Weise zu erklären, kaum für mehr als eine Vermutung zu halten, aber die in F_3 gewonnenen Zahlen machen es ziemlich wahrscheinlich, dass das spärliche Auftreten von gelben Pflanzen wirklich auf eine solche Weise zu erklären ist.

Die Kreuzung *0101 gelb* × *0202 schwarz* zeigte in F_2 184 schwarz, 53 weiss—schwach gelblich, 10 gelb. Das Verhältniss schwarz : gelb–weiss ist also das richtige, 2.9 : 1. Dagegen sind auch hier die gelben in zu grosser Minorität. Nur 9 Individuen wurden in F_3 geprüft. 2 gelbe zeigten sich konstant gelb; von 2 weissen blieb 1 konstant weiss, 1 dagegen spaltete gelb–weiss. 3 tiefer schwarze Individuen zeigten lauter schwarze Nachkommen, 2 heller schwarze dagegen Spaltung, und zwar das eine die Spaltung schwarz–gelb, das andere die Spaltung schwarz–weiss. Das Verhältniss der wenigen F_3-Parzellen deutet somit darauf hin, dass diese Kreuzung sich auf dieselbe Weise wie die Kreuzung 0375 × 0401 verhält. Da die Kreuzung in F_3 nicht vollständig verfolgt wurde, giebt es jedoch vorläufig keine Möglichkeit, die zu geringe Zahl der gelben F_2-Individuen zu erklären.

0401 schwarz × *0101 gelb.* F_2: 172 schwarz, 34 weiss—schwach gelblich, 19 gelb = 3.2 schwarz: 1 gelb–weiss. In F_3 wurden folgende Individuen geprüft: 5 gelbe, welche sämtlich sich konstant gelb zeigten; 6 weisse—schwach gelbliche, von denen 5 gelb–weiss spalteten, 1 konstant weiss blieb; 16 heller schwarze, von denen 7 konstant schwarz blieben, 5 Spaltung schwarz–gelb–weiss, 3 Spaltung schwarz–gelb, 1 Spaltung schwarz–weiss ergaben; und schliesslich 14 tiefer schwarze, von denen 7 sich konstant schwarz zeigten, während 3 Spaltung schwarz–gelb–weiss, 2 Spaltung schwarz–gelb und 2 Spaltung schwarz–weiss ergaben. Von den 30 schwarzen blieben also zusammen 14 konstant schwarz, 8 zeigten die Spaltung schwarz–gelb–weiss, während 5 die Spaltung schwarz–gelb und 3 die Spaltung schwarz–weiss ergaben. Mit diesen Zahlen stimmen die theoretisch erwarteten in bester Weise überein:

Berechnetes Verhältniss:		7 : 4 : 2 : 2
Gefundenes	»	14 : 8 : 5 : 3 =
		= 7 : 4.0 : 2.5 : 1.5

01002 schwarz × *0101 gelb.* F_2: 179 schwarz, 22 gelb–gelblich, 25 weiss (— schwach gelblich?) = 3.8 schwarz : 1 gelb–weiss. In F_3 wurden folgende Individuen geprüft: 2 gelbe, welche sich konstant gelb zeigten; 3 weisse, von denen 2 konstant weiss blieben, 1 dagegen Spaltung gelb–weiss ergab; 5 heller schwarze, von denen 1 Spaltung schwarz–gelb–weiss, 2 Spaltung schwarz–gelb zeigten, 2 dagegen konstant schwarz (durchschnittlich heller schwarz als 01002) blieben; und schliesslich 4 tiefer schwarze, die sich sämtlich konstant schwarz zeigten.

0386 gelb × 0670 schwarz. Die Sorte 0670 enthält, wie die oben besprochene Kreuzung 0315 × 0670 zeigt, sowohl die schwarze wie die graue Elementareigenschaft, obwohl die graue von der schwarzen gedeckt wird. Eine Kreuzung zwischen der schwarzen Sorte 0670 (*S Gr. g*) und einer gelben Sorte (*s gr. G*) wird folglich trihybrid. Als »Neuheiten» werden dann sowohl grau (*s Gr. g*) als weiss (*s gr. g*) auftreten. Ausserdem werden noch vier andere Neukombinationen gebildet, *S Gr. G*, *S gr. G*, *S gr. g* (welche doch alle schwarz und mit der schwarzen Elternkombination scheinbar identisch sind) und *s Gr. G* (welche zugleich die gelbe und die graue Farbe besitzt, aber die schwarze entbehrt).

So trifft es auch zu. In F_2 treten als Neuheiten weisse, graue und grau + gelbe Individuen hervor. F_1 bestand aus 4 Individuen, *a*, *b*, *c*, *d*, die wie gewöhnlich jedes für sich in F_2 geprüft wurden.

a.	F_2 .	116	schwarz,	22	grau,	5	gelb–gelblich,	2	grau + gelb,	10	weiss.
b.	»	54	»	11	»	9	»	»	2	»	»	3	»
c.	»	29	»	6	»	3	»	»	0	»	»	4	»
d.	»	59	»	14	»	3	»	»	1	»	»	5	»
Summa		258	schwarz,	53	grau,	20	gelb–gelblich,	5	grau + gelb,	22	weiss.

Wenn grau und gelb über ihr resp. Fehlen rein dominierten und beide auf einmal an den Spelzen zum Vorschein kommen könnten, sollte man folgendes Verhältniss bekommen: 48 schwarz : 9 grau + gelb : 3 grau : 3 gelb : 1 weiss. Aber wenn die gelbe Farbe nur dann sichtbar wird, wenn beide Gameten *G* enthalten, werden von 16 Individuen nur 4 gelb (*G Gr.* × *G Gr.*, *G Gr.* × *G gr.*, *G gr.* × *G Gr.* und *G gr.* × *G gr.*), die übrigen 12 nicht gelb erscheinen; also 1 gelb : 3 nicht gelb. Die gefundenen Zahlen sind $20 + 5 = 25$ deutlich gelb, $53 + 22 = 75$ nicht gelb = 1 gelb : 3 nicht gelb. Es scheint, als ob von den 16 Verbindungen nur die Verbindung *G Gr.* × *G Gr.* die gelbe und die graue Farbe gleichzeitig hervortreten liesse, denn nur 5 solche gelb + graue Individuen wurden unter sämtlichen 100 gelben–grauen–weissen Individuen gefunden. Es ist nach dem, was aus den vorigen Kreuzungen hervorgegangen ist, sehr wahrscheinlich, dass ein Teil der als weiss bezeichneten Individuen Heterozygoten grau × weiss und gelb × weiss sind, ebenso wie natürlich ein Teil der grauen Individuen Heterozygoten gelb × weiss und ein Teil der gelben Individuen Heterozygoten grau × weiss sein können. Die wirklichen Zahlenverhältnisse können also nur durch eine Separatprüfung sämtlicher Individuen in F_3, welche jedoch bis jetzt nicht gemacht worden ist, ermittelt werden. Da man aber weiss, dass sowohl die gelbe Farbe wie die graue bei einem Teil der Heterozygoten rezessiv sein kann, geben die gefundenen Zahlen keinen Grund für die Annahme, dass die einzelnen Elementareigenschaften schwarz, grau und gelb sich von der gewöhnlichen Mendelschen Spaltungsweise 1 : 2 : 1 abweichend verhalten sollten. Die Zahl der schwarzen im Verhältniss zu den nicht schwarzen ist jedenfalls annähernd richtig.

a.	116	schwarz,	39	nicht	schwarz	= 3.0	schwarz	: 1	nicht	schwarz
b.	54	»	25	»	»	= 2.2	»	1	»	»
c.	29	»	13	»	»	= 2.2	»	1	»	»
d.	59	»	23	»	»	= 2.6	»	1	»	»
Summa	258	schwarz,	100	nicht	schwarz	= 2.6	schwarz	: 1	nicht	schwarz.

0386 gelb × 0680 schwarz. Auch die Sorte 0680 zeigte, dass sie neben der schwarzen Elementareigenschaft zugleich die graue besitzt. F_2 ergab nämlich: 23 schwarz, 4 grau, 1 gelb, 2 weiss = 3.3 schwarz : 1 nicht schwarz.

Ebenso wie bei den Kreuzungen schwarz × weiss war auch bei sämtlichen Kreuzungen schwarz × gelb die schwarze Farbe der F_1-Individuen nicht so tief wie bei dem schwarzen Elter. Besonders abgeschwächt in F_1 war die schwarze Farbe bei den Kreuzungen 0375 × 0450, 0101 × 0202, 0401 × 0101 und 01002 × 0101. Die verschiedenen F_1-Individuen derselben Kreuzung verhielten sich auf ungefähr dieselbe Weise.

Die Spaltung in F_2 ergiebt, wenn alle Kreuzungen schwarz × gelb zusammengerechnet werden, 1694 schwarze, 523 nicht schwarze Individuen = 3.2 schwarz : 1 nicht schwarz. Die Linie *d* der Kreuzung 0375 × 0401 zeigt das stark abweichende Verhältniss 5.5 : 1, was vorläufig nicht erklärt werden kann. Sonst sind die Schwankungen des Verhältnisses 3 : 1 nicht grösser als bei den vorher besprochenen Kreuzungen.

Bei den Kreuzungen, die in F_3 verfolgt worden sind, ist auch das Verhältniss zwischen den konstant schwarzen Parzellen und den in schwarz–nicht schwarz spaltenden annähernd richtig. Bei der Kreuzung 0375 × 0450 sind die konstant schwarzen zu zahlreich (89 : 141 statt 77 : 153), was jedoch im Einklang damit steht, dass der nicht schwarzen F_2-Individuen zu wenige sind; wahrscheinlich sind also in diesem Falle schwarze Gameten in etwas grösserer Anzahl als nicht schwarze zur Befruchtung gelangt.

Wie gewöhnlich sind die Heterozygoten schwarz × nicht schwarz der F_2 im Durchschnitt heller gefärbt als die Homozygoten schwarz × schwarz, aber auch viele (bei gewissen Kreuzungen sogar die meisten) der letztgenannten sind entschieden heller gefärbt als die Elternsorte. Bei den Kreuzungen 0375 × 0401 und 0375 × 0450 wurde die Farbe der F_2-Individuen gradiert. Für 0375 × 0401 wurden dann folgende Zahlen erhalten. 1 bezeichnet die schwächste Ausbildung der Farbe, 5 die stärkste (wie bei 0401).

Grad	1.	15	Individuen,	von	denen	in F_3	2	konstant	blieben,	13	spalteten.
»	2.	34	»	»	»	»	12	»	»	22	»
»	3.	60	»	»	»	»	15	»	»	45	»
»	4.	20	»	»	»	»	16	»	»	4	»
»	5.	2	»	»	»	»	1	»	»	1	»

Die Kreuzung 0375 × 0450 ergab folgende Zahlen. Grad 4 bezeichnet die stärkste Ausbildung der Farbe (wie bei 0450).

Grad	1.	87	Individuen,	von	denen	in	F_3	24	konstant	blieben,	63	spalteten.
»	2.	115	»	»	»	»	»	49	»	»	66	»
»	3.	26	»	»	»	»	»	14	»	»	12	»
»	4.	2	»	»	»	»	»	2	»	»	0	»

Bei diesen beiden Kreuzungen sind also die weitaus meisten homozygoten F_2-Individuen heller gefärbt als die resp. Elternsorte, und die heterozygoten F_2-Individuen sind durchschnittlich nur wenig heller als die homozygoten.

In Übereinstimmung damit zeigen auch die meisten konstant schwarzen F_3-Parzellen eine durchschnittlich hellere Farbe als die resp. Elternsorte. Bei gewissen Parzellen sind alle Individuen hellbraun; andere zeigen tiefer und heller gefärbte Individuen. Eine vollständige Parallelität zwischen dem Farbegrad der F_2-Individuen und demjenigen ihrer Nachkommenparzellen besteht jedoch nicht, was auch nicht zu erwarten ist, denn die individuellen Differenzen im Farbegrad sind offenbar zum Teil nur zufällig, von äusseren Schwankungen herrührend (»somatisch»), und nicht in der Gametenkonstitution begründet. Im grossen und ganzen vererbt sich aber die hellere Farbe deutlich.

Es entstehen also bei diesen Kreuzungen wie gewöhnlich erbliche schwächere Abstufungen der schwarzen Farbe. Auch bei der Kreuzung 0401 × 0101 waren viele von den konstant schwarzen F_3-Parzellen durch eine hellere Farbennuance als die der Sorte 0401 gekennzeichnet. Unter den wenigen F_3-Parzellen der Kreuzungen 01002 × 0101 und 0101 × 0202 giebt es ebenfalls gewisse mit abgeschwächter Farbe. Bei der Kreuzung 0386 × 0670 betragen die F_2-Individuen mit nicht oder kaum abgeschwächter Farbe wenigstens die Hälfte der sämtlichen schwarzen. Vermutlich werden jedoch auch bei dieser Kreuzung, obwohl in geringerer Anzahl, erbliche Formen mit abgeschwächter Farbe gebildet. Diese Kreuzung ist indessen bis jetzt nicht in F_3 verfolgt worden, und es kann deshalb vorläufig darüber nichts Bestimmtes gesagt werden.

Die Kreuzungen schwarz × gelb haben genügend gezeigt, dass die schwarze und gelbe (ebenso wie die graue) Farbe unabhängig von einander mit ihrem Fehlen Merkmalspaare bilden. Durch Kreuzung zwischen einer schwarzen Sorte, welche die gelbe Farbe entbehrt, und einer gelben Sorte, welche die schwarze Farbe entbehrt, müssen also Kombinationen entstehen, bei denen beide Farben fehlen und die daher weiss werden, und daneben auch Kombinationen, welche sowohl die schwarze als die gelbe Farbe zugleich besitzen. Bei sämtlichen sieben von mir gemachten Kreuzungen schwarz × gelb wurden weisse Individuen in F_2 ausgespaltet. Keine von den bei den Kreuzungen benutzten schwarzen Sorten war also zugleich gelb, denn dann hätte ja F_2 nur schwarz und gelb geben können. Die Kreuzungen lehren auch, dass eine Form zugleich die schwarze, graue und gelbe Farbeneinheit

besitzen kann (*S Gr. G*). Durch Kreuzung einer solchen schwarzen Form mit einer weissen (*s gr. g*) müssen sowohl graue (*s Gr. g*) wie gelbe (*s gr. G*) wie grau + gelbe (*s Gr. G*) als für das Auge erkennbare »Neuheiten», d. h. Neukombinationen, entstehen.

e. *Grau × gelb.*

Ich habe nur eine solche Kreuzung gemacht, *0336 gelb × 0669 grau.* F_2 zeigte 31 graue, 17 gelbe, 2 grau + gelbe und 16 weisse Individuen. Gelb und grau spalten also unabhängig von einander, und folgende neuen Kombinationen müssen dann auftreten: *gr. g* = weiss, wo beide Farben fehlen, und *Gr. G* = grau + gelb, wo beide vorkommen. Aber da beide Farben bei den Heterozygoten teilweise rezessiv sind, können auch hier die richtigen Zahlenverhältnisse erst durch Prüfung sämtlicher Individuen in F_3 ermittelt werden. Die grau + gelben Individuen, die ja $^1/_{16}$ von der ganzen Individuenanzahl ausmachen sollten, sind allerdings zu selten, aber bei einer so kleinen Individuenzahl können Abweichungen wie 2 Individuen statt 4 natürlich leicht zufällig eintreffen.

Kurze Zusammenfassung der wichtigeren Resultate der Untersuchungen über die Spelzenfarben des Hafers.

Die in die zweite und teilweise auch in die dritte Generation fortgesetzten Kreuzungen haben gezeigt, dass die drei Spelzenfarben schwarz, gelb und grau von einander vollkommen unabhängige Elementareigenschaften oder Einheiten darstellen, indem jede für sich ganz selbständig spaltet.

Von den drei Farbeneinheiten und ihren Fehlen können acht verschiedene Kombinationen gebildet werden. Die weisse Farbe bezeichnet Fehlen sämtlicher drei Einheiten. Wenn die schwarze Einheit vorhanden ist, kann man nicht sehen, ob die beiden anderen es auch sind oder nicht. Durch Kreuzung einer Form, die nur die schwarze Einheit besitzt, mit einer gelben oder grauen müssen Kombinationen entstehen, denen sowohl die schwarze als die gelbe bezw. graue Einheit abgeht, und welche also weiss werden. Eine Kreuzung zwischen einer schwarzen Form, die zugleich die gelbe oder graue Einheit besitzt, und einer weissen muss umgekehrt gelbe bezw. graue Formen ergeben. Bei Kreuzung einer schwarz + gelben Form mit einer gelben muss die gelbe Farbe, die bei beiden Formen vorhanden ist, konstant bleiben; nur die schwarze Farbe spaltet, und es können also nur schwarz + gelbe und gelbe Formen gebildet werden.

Die bei den Kreuzungen neu auftretenden Formen bedeuten also nicht andere Einheiten als diejenigen der Elternsorten, sondern nur neue Gruppierungen schon vorhandener Einheiten.

Dagegen ist bei meinen Kreuzungen nie der Fall eingetroffen, dass Einheiten entstanden sind, die sich nicht bei den Eltern vorfinden. Kreuzungen zwischen verschiedenen weissen Sorten haben also in F_2 keine grauen, gelben oder schwarzen

Individuen ergeben [1]), ebenso wenig wie aus den Verbindungen gelb × weiss, gelb × × gelb, grau × weiss oder gelb × grau schwarz entstanden ist. Von s. g. Hybridmutationen bieten also meine Kreuzungen kein Beispiel.

Bezüglich der schwarzen Farbe ist es ferner durch einen Fall (0353 weiss × × 0668 schwarz) erwiesen worden, dass es mehr als eine selbständige Einheit giebt, die diese Farbe bewirken kann. In dem genannten Falle waren zwei von einander unabhängig spaltende Einheiten vorhanden, die jede für sich ungefähr die gleiche Farbe erzeugten. Etwa dieselbe sichtbare Ausseneigenschaft kann also von verschiedenen, ganz selbständigen Einheiten bewirkt werden.

Die Spaltung bezeichnet — wie besonders das Verhalten der dritten Generation deutlich erwiesen hat — stets eine Aufteilung der Gameten in solche, die die betreffende Einheit besitzen, und solche, die dieselbe nicht besitzen. Die Theorie, dass die Merkmalspaare regelmässig aus Anwesenheit und Abwesenheit je einer Einheit bestehen, wird also auch durch die meistens sehr einfachen und klaren Spaltungsverhältnisse bei den Spelzenfarben des Hafers befestigt.

Die vielen erblichen Abstufungen jeder Farbenart können auf zwei verschiedene Weisen zu stande kommen, teils durch verschiedenes Kombinieren selbständiger, schwarzer Farbeneinheiten, teils auch, und wohl am öftesten, durch blosses Modifizieren der Wirkung einer und derselben Farbeneinheit von seiten anderer Eigenschaften.

Man könnte sich dabei vorstellen, dass besondere Modifikationseinheiten (M_1 etc.) vorhanden seien, die z. B. die schwarze Farbe (S) abschwächen. Durch Kreuzung einer weissen Sorte, die gewisse solche M-Einheiten besässe, mit einer schwarzen Sorte, bei der andere vorhanden wären, d. h. durch Kreuzung z. B. von

$$\text{weiss} = M_1\ M_2\ m_3\ s$$

mit

$$\text{schwarz} = m_1\ m_2\ M_3\ S,$$

könnten dann leicht sowohl Abschwächungen ($M_1\, M_2\, M_3\, S$) als Verstärkungen ($m_1\, m_2\, m_3\, S$) der schwarzen Farbe zu stande kommen. Da aber nur S die schwarze Farbe bewirkt, muss eine solche Kreuzung im übrigen in gewöhnlicher Weise spalten (3 schwarz : 1 weiss). Es ist auch einleuchtend, dass nur wenige solche Modifikationseinheiten nötig sind, um durch verschiedene Gruppierung die ganze Reihe erblicher Abstufungen hervorzurufen.

Wahrscheinlicher ist jedoch wohl — wie oben näher besprochen wurde —, dass die Modifizierung nicht durch besondere Einheiten dieser Art, sondern durch in anderen Teilen der Pflanze gleichzeitig sich äussernde Einheiten bewirkt wird, deren verschiedenes Zusammentreten eben eine stärkere oder schwächere Ausbildung der Farbe zur Folge hat. Doch können nur fortgesetzte Untersuchungen nähere Aufklärung über diesen Punkt geben. Die Anzahl sicher konstatierter, selbständiger

[1]) Die Kreuzungen weiss × weiss, die ja für die Farbenspaltungen sonst kein Interesse haben, sind im obigen nicht erörtert worden. Ich habe bis jetzt nur 3 Kreuzungen weiss × weiss (0301 × 0926, 0315 × 0924 und 0924 × 0353) und 1 gelb × gelb (0198 × 0380) in F_2 untersucht.

Einheiten wächst allerdings — wie aus dem folgenden näher hervorgeht — beständig, und man muss immer mehr zu der Überzeugung gelangen, dass die wirklichen Einheiten, absolut genommen, zahlreich sind, obwohl ihre besondere Wirkung oft sehr schwierig festzustellen ist. Die Hypothese von besonderen Modifikationseinheiten ist also keineswegs ganz unwahrscheinlich.

Es sei nur noch hervorgehoben, dass andere erbliche Abstufungen der Farbenarten als diejenigen der Eltern, seien es Abschwächungen oder Verstärkungen oder beides, sehr häufig, nach den genauer untersuchten Fällen zu schliessen sogar regelmässig, bei Kreuzungen zu stande kommen.

2. Ahrenfarbe beim Weizen.

Meine Kreuzungen haben sich auf braun- (= rot-) und weissährige Sorten beschränkt. Die bisher bekannten Kreuzungen zwischen braun- und weissährigen Sorten haben nach v. Tschermak (in Fruwirth, Die Züchtung landwirtsch. Kulturpfl. IV, 1907) das gewöhnliche Verhältniss, 3 braun : 1 weiss, in F_2 gezeigt.

Auch fast alle meine Kreuzungen beim Sommerweizen und die meisten beim Winterweizen folgen zweifellos dem monohybriden Schema 1 : 2 : 1, obwohl scheinbare Abweichungen bisweilen vorkommen. Die Heterozygoten werden nämlich nicht immer rein braun, d. h. die braune Farbe dominiert keineswegs immer vollständig, sondern ist sehr oft mehr oder weniger abgeschwächt, ja in gewissen Fällen kaum oder nicht sichtbar.

a. *Sommerweizenkreuzungen.*

Wie die nachfolgende Übersicht über eine Anzahl in den Jahren 1900—1902 untersuchter Kreuzungen bei Sommerweizen zeigt, ist es in vielen Fällen eingetroffen, dass in F_2 als weiss bezeichnete Individuen in F_3 Spaltung braun–hellbraun–weiss zeigen.

Dadurch, dass also ein Teil der Heterozygoten den weissen zugerechnet worden ist, bekommen die meisten Kreuzungen im Durchschnitt sämtlicher spaltenden F_3-Parzellen zu viel weisse. Sämtliche Kreuzungen zusammen zeigen 2625 braun, 987 weiss = 2.7 braun : 1 weiss, also etwas zu viel weisse; bei gewissen Kreuzungen finden wir nur 2.3 oder sogar nur 1.6 braun auf 1 weiss.

Es fällt ferner sofort auf, dass die als weiss bezeichneten F_2-Heterozygoten in vielen Fällen eine abweichende Spaltung zeigen, indem sie nämlich gar zu viel weisse im Verhältniss zu den braunen ergeben, z. B. bei der Kreuzung 0501 × 0503 16 braun : 23 weiss, bei der Kreuzung 0504 × 0503 26 braun : 36 weiss usw. Dies kommt nun sicherlich nur daher, dass hier ein grosser Teil der Heterozygoten weiss wird, und es ist also höchst unwahrscheinlich, dass wir hier wirklich Abweichungen vom Mendelschen Verhältnisse 1 : 2 : 1 haben. Von Interesse ist jedoch zu konstatieren, dass die als weiss bezeichneten F_2-Heterozygoten die deut-

Eltern	F_2 Anzahl von Individuen braun–hellbraun	F_2 Anzahl von Individuen weiss	F_2 Anzahl von braunen Individuen auf 1 weisses	F_3 spaltende Parzellen Ährenfarbe der Mutterpflanze	F_3 Anzahl von Individuen braun–hellbraun	F_3 Anzahl von Individuen weiss	F_3 Anzahl von braunen Individuen auf 1 weisses
0501 weiss × 0503 braun *a*	—	—		hellbraun	12	10	
» » » » »				weiss	16	23	
» » » » *b*	—	—		braun	31	10	
» » » » »				»	17	8	
» » » » *c*	—	—		hellbraun	42	12	
» » » » »				»	39	9	
» » » » »				braun	17	5	
Summa	—	—			174	77	2.3
0503 braun × 0501 weiss *a*	15	3		braun	16	9	
» » » » »				»	28	13	
» » » » »				hellbraun	36	15	
» » » » »				»	31	20	
» » » » *b*	8	1		braun	60	9	
» » » » »				»	28	13	
» » » » *c*	4	1		»	21	5	
» » » » *d*	4	1		»	19	10	
» » » » *e*	5	5		»	110	33	
» » » » »				weiss	20	8	
» » » » *f*	5	0		braun	5	9	
Summa	40	11	3.6		374	144	2.6
0503 braun × 0504 weiss *a*	10	5		weiss	41	32	
0504 weiss × 0503 braun *a*	8	1		hellbraun	49	19	
» » » » *b*	2	0		braun	12	2	
» » » » *c*	4	2		weiss	26	36	
» » » » *d*	2	2		hellbraun	62	27	
Summa	26	10	2.6		190	116	1.6

Eltern	F_2 Anzahl von Individuen braun–hellbraun	F_2 Anzahl von Individuen weiss	F_2 Anzahl von braunen Individuen auf 1 weisses	F_3 spaltende Parzellen Ährenfarbe der Mutterpflanze	F_3 Anzahl von Individuen braun–hellbraun	F_3 Anzahl von Individuen weiss	F_3 Anzahl von braunen Individuen auf 1 weisses
0503 braun × 0601 weiss *a*	4	1		—	—	—	
» » » » *b*	3	1		—	—	—	
» » » » *c*	4	0		—	—	—	
» » » » *d*	5	3		braun	22	14	
» » » » *e*	7	2		hellbraun	29	5	
» » » » »				braun	18	10	
Summa	23	7	3.3		69	29	2.4
0601 weiss × 0503 braun *a*	—	—		weiss	14	7	
» » » » »				»	31	11	
Summa	—	—	—		45	18	2.5
0601 weiss × 0729 braun *a*	2	4		weiss	39	11	
» » » » »				»	9	4	
» » » » »				hellbraun	58	12	
» » » » »				braun	44	16	
» » » » *b*	8	2		»	55	22	
» » » » »				»	63	18	
» » » » »				weiss	33	15	
» » » » *c*	5	1		braun	33	12	
» » » » »				»	41	13	
» » » » »				»	15	3	
» » » » »				weiss	9	1	
» » » » *d*	5	3		hellbraun	49	7	
» » » » »				»	51	9	
Summa	20	10	2.0		499	143	3.5

0729 braun × 0601 weiss *a*	11	2		braun	82	20			
» » » »				hellbraun	34	11			
» » » »				braun	58	11			
» » » »				»	63	24			
» » » » *b*	5	3		hellbraun	94	18			
» » » »				»	36	5			
Summa	16	5	3.2		367	89	4.1		
0603 braun × 0501 weiss *a*	14	2		braun	20	12			
» » » »				»	34	12			
» » » »				»	13	3			
» » » »				hellbraun	30	14			
» » » »				»	24	11			
Summa	14	2	7.0		121	52	2.3		
0601 weiss × 0510 braun *a*	12	4		braun	102	34			
» » » »				hellbraun	39	16			
» » » »				»	24	7			
» » » »				»	15	7			
» » » » *b*	7	0		braun	24	8			
» » » »				hellbraun	2	3			
» » » » *c*	7	4		braun	26	11			
» » » » *d*	7	2		»	40	13			
» » » »				»	74	17			
» » » » *e*	6	1		»	72	46			
» » » » *f*	8	1		»	70	39			
Summa	47	12	3.9		488	201	2.4		
0504 weiss × 0729 braun *a*	1	1		hellbraun	43	17			
» » *b*	4	0		»	16	3			
Summa	5	1	5.0		59	20	3.0		
0503 braun × 0750 weiss *a*	7	1		hellbraun	38	7			
» » »				weiss	8	31			
Summa	7	1	7.0		46	38	1.2		
0750 weiss × 0503 braun *a*	8	0		hellbraun	42	16			
» » *b*	2	3		braun	24	7			
» » »				hellbraun	9	3			
» » » *c*	3	1		»	12	2			
» » » *d*	2	2		»	41	12			
» » »				weiss	10	12			
» » » *e*	—	—		hellbraun	55	8			
Summa	15	6	2.5		193	60	3.2		

liche Tendenz haben, in ihrer Nachkommenschaft wieder relativ zahlreiche weisse Heterozygoten zu bilden. Wenn man die Nachkommen der braunen und hellbraunen für sich und diejenigen der weissen für sich zusammenrechnet, so erhält man nämlich von den braunen und hellbraunen Mutterpflanzen 2369 braun, 796 weiss oder gerade 3.0 braun : 1 weiss, von den weissen dagegen 256 braun, 191 weiss = 1.3 braun : 1 weiss. Die weissen F_2-Heterozygoten vererben also die weisse Farbe in der Weise, dass sie relativ zahlreiche weisse Heterozygotnachkommen liefern.

Eine Übersicht über sämtliche F_3-Parzellen, auch die konstanten, wird zur Erklärung dieser Sache beitragen (s. folgende Seite). Eine Summierung der drei Gruppen braun, hellbraun, weiss ergiebt dort folgende Zahlen:

von 54 braunen Individuen bleiben 22 konstant braun–hellbraun, 32 spalten braun–hellbraun–weiss

» 38 hellbraunen » » 9 » » » 29 spalten braun–hellbraun–weiss

» 54 weissen » » 41 » weiss, 13 spalten braun–hellbraun–weiss.

Die heterozygoten F_2-Individuen können also teils braun, teils hellbraun oder weiss sein. Die meisten der hellbraunen, d. h. intermediären, Individuen sind wie gewöhnlich heterozygot. Es giebt aber auch, wie aus der Übersicht hervorgeht,

		Zahl von ausgesäten Individuen aus F_2	Zahl von Parzellen in F_3				
			konstant braun	braun—hellbraun	konstant hellbraun	konstant weiss	Spaltung braun—hellbraun—weiss
0501 × 0503	braun	6	2	1	—	—	3
» »	hellbraun	3	—	—	—	—	3
» »	weiss	5	—	—	—	4	1
0503 × 0501	braun	12	3	2	—	—	7
» »	hellbraun	3	1	—	—	—	2
» »	weiss	9	—	—	—	8	1
0503 × 0504	braun	3	2	—	—	—	1
» »	hellbraun	4	1	1	—	—	2
» »	weiss	6	—	—	—	4	2
0503 × 0601	braun	5	3	—	—	—	2
» »	hellbraun	2	—	—	1	—	1
» »	weiss	5	—	—	—	5	—
0601 × 0503	weiss	2	—	—	—	—	2
0601 × 0729	braun	7	—	1	1	—	5
» »	hellbraun	5	—	—	1	—	4
» »	weiss	7	—	—	—	3	4
0729 × 0601	braun	4	—	—	1	—	3
» »	hellbraun	4	—	—	1	—	3
» »	weiss	3	—	—	—	3	—
0603 × 0601	braun	4	1	—	—	—	3
» »	hellbraun	2	—	—	—	—	2
» »	weiss	2	—	—	—	2	—
0601 × 0510	braun	8	—	1	—	—	7
» »	hellbraun	4	—	—	—	—	4
» »	weiss	8	—	—	—	8	—
0504 × 0729	hellbraun	3	—	—	1	—	2
» »	weiss	1	—	—	—	1	—
0503 × 0750	braun	1	—	1	—	—	—
» »	hellbraun	1	—	—	—	—	1
» »	weiss	2	—	—	—	1	1
0750 × 0503	braun	4	3	—	—	—	1
» »	hellbraun	7	1	1	—	—	5
» »	weiss	4	—	—	—	2	2

hellbraune Individuen, die homozygot sind und nur hellbraune Nachkommen ergeben. Es entstehen also hier, ganz wie bei den Spelzenfarben des Hafers, auch bei der gewöhnlichen monohybriden Spaltung 1 : 2 : 1, homozygote Abstufungen mit abgeschwächter brauner Farbe, welche erblich sind. Ferner giebt es auch hier Parzellen, deren Individuen zwar sämtlich braun sind (d. h. nicht zum Teil weiss), welche aber eine bisweilen sehr deutliche Aufspaltung in tiefer und heller braune Individuen zeigen. Dies häufige oder wohl sogar regelmässige Auftreten von heller braunen Abstufungen beweist am besten, dass diese keine spontanen Neubildungen, keine selbständig geschaffenen Variationen bezeichnen, sondern nach der Kreuzung entstehen müssen. Da die Farbe bei diesen Kreuzungen im übrigen deutlich monohybrid spaltet, kann natürlich nicht von mehreren Farbeneinheiten die Rede sein, sondern die erwähnten Abstufungen dürften wohl auch hier nur

als Folgeerscheinung des neuen Zusammentretens anderer Eigenschaften zu betrachten sein.

Es werden also hellbraune erbliche Abstufungen gebildet, und es ist zu erwarten, dass die Heterozygoten hellbraun × weiss eine hellere Farbe als die Heterozygoten braun × weiss zeigen. Die als weiss bezeichneten Heterozygotindividuen der F_2 sind wohl in Wirklichkeit eben aus der Vereinigung der am hellsten braunen Gameten und der weissen Gameten hervorgegangen. Dann ist es aber auch selbstverständlich, dass eben diese Individuen, wenn sie nur hellbraune Gameten nebst weissen bilden, relativ zahlreiche weisse Heterozygotnachkommen ergeben müssen, wodurch solche Verhältnisse wie 26 : 36 in F_3 zu stande kommen können. Die meisten der 13 spaltenden Parzellen aus weissen Mutterpflanzen spalten auch in der Tat nebst weissen Individuen nur oder hauptsächlich hellbraune (wenige oder keine braunen) aus. Bei der Kreuzung 0504 × 0503 *c* waren die 26 Individuen grösstenteils hellbraun. Bei 0601 × 0503 (Spaltung 14 : 7 und 31 : 11) waren von den 14 Individuen 13 hellbraun; die 31 Individuen waren sämtlich hellbraun — beinahe ganz weiss und im letzten Falle nicht sicher von den rein weissen zu unterscheiden. Ebenso waren bei der Kreuzung 0601 × 0729 *a* (Spaltung 39 : 11) von den 39 Individuen 38 hellbraun (nur 1 wurde als braun bezeichnet), bei *b* (Spaltung 33 : 15) von den 33 Individuen 30 hellbraun. Bei den Kreuzungen 0503 × 0750 (Spaltung 8 : 31) und 0750 × 0503 (Spaltung 10 : 12) waren die 8 und 10 Individuen sämtlich hellbraun.

Dass die weissen Heterozygotindividuen der F_2 aus der Vereinigung neugebildeter hellbrauner Abstufungen mit weiss hervorgehen, ist übrigens auch daraus zu folgern, dass F_1 derselben Kreuzungen keine weissen, sondern nur braune–hellbraune Individuen zeigte. Die bei der Kreuzung benutzten braunährigen Sorten waren aber auch sämtlich echt braun; keine war hellbraun.

Es ist also hier im allgemeinen nicht so wie bei der gelben Spelzenfarbe des Hafers, wo schon die Heterozygotindividuen der F_1 die gelbe Farbe mit der weissen kontinuierlich verbinden. Nur bei hellbraunen Sorten verbinden die F_1-Heterozygoten in kontinuierlicher Weise braun mit weiss. Aber da durch Kreuzung zwischen echt braunen und weissen Sorten hellbraune Abstufungen gebildet werden, bekommen wir auch hier, obwohl erst in F_2, durch die Heterozygoten eine kontinuierliche Serie zwischen braun und weiss.

Dagegen verbinden die konstanten Abstufungen der braunen Farbe nicht ganz kontinuierlich braun mit weiss, wenn man auch nicht immer beim ersten Anblick die am hellsten braunen Abstufungen von den weissen unterscheiden kann.

Als hauptsächliche theoretische Ergebnisse dieser in F_3 untersuchten Sommerweizenkreuzungen sei hervorgehoben, einerseits dass sie überall dem gewöhnlichen Mendelschen Verhältnisse 1 : 2 : 1 gefolgt sind, und dass die Abweichungen davon nur scheinbar sind; andererseits aber auch, dass bei solcher monohybrider Spaltung verschiedene erbliche Abstufungen der braunen Farbe gebildet werden.

Es ist zu bemerken, dass unter den 41 als konstant weiss bezeichneten F_3-Parzellen (mit zusammen 1561 Individuen) 2 je ein braunes Individuum aufwiesen. Es kamen also auf 1561 F_3-Individuen 2 braune. Diese braunen Individuen können von natürlicher Kreuzung in F_2 mit braunen Nachbarindividuen herrühren. Auch wenn dies der Fall ist, geht doch aus den genannten Zahlen hervor, dass der Vicinismus auch beim Sommerweizen gar zu selten ist, um auf die Kreuzungsuntersuchungen störend einwirken zu können.

Im Jahre 1906 wurde wieder eine Anzahl von Kreuzungen zwischen braun- und weissährigen Sommerweizensorten gemacht. Diese ergaben in F_2 folgende Spaltungen:

0201	weiss	× 0729	braun	*a.*	59	braun,	19	weiss	= 3.1	braun	: 1	weiss
»	»	»	»	*b.*	32	»	10	»	= 3.2	»	1	»
»	»	»	»	*c.*	36	»	15	»	= 2.4	»	1	»
»	»	»	»	*d.*	39	»	13	»	= 3.0	»	1	»
»	»	»	»	*e.*	35	»	7	»	= 5.0	»	1	»
»	»	»	»	*f.*	19	»	7	»	= 2.7	»	1	»
»	»	»	Summa		220	braun,	71	weiss	= 3.1	braun	: 1	weiss
0702	weiss	× 0729	braun	*a.*	73	braun,	19	weiss	= 3.8	braun	: 1	weiss
»	»	»	»	*b.*	32	»	10	»	= 3.2	»	1	»
»	»	»	Summa		105	braun,	29	weiss	= 3.6	braun	: 1	weiss
Rot.	Schlanstedter	× 0750	weiss	*a.*	30	braun,	9	weiss	= 3.3	braun	: 1	weiss
»	»	»	»	*b.*	11	»	2	»	= 5.2	»	1	»
»	»	»	»	*c.*	25	»	7	»	= 3.6	»	1	»
»	»	»	Summa		66	braun,	18	weiss	= 3.7	braun	: 1	weiss
0750	weiss	× 0729	braun	*a.*	12	braun,	5	weiss	= 2.4	braun	: 1	weiss
»	»	»	»	*b.*	24	»	10	»	= 2.4	»	1	»
»	»	»	Summa		36	braun,	15	weiss	= 2.4	braun	: 1	weiss
0201	weiss	× 0715	braun	*a.*	12	braun,	3	weiss	= 4.0	braun	: 1	weiss
»	»	»	»	*b.*	59	»	7	»	= 8.4	»	1	»
»	»	»	Summa		71	braun,	10	weiss	= 7.1	braun	: 1	weiss
0702	weiss	× 0740	braun.		42	braun,	3	weiss	= 14.0	braun	: 1	weiss

Die Spaltung bei den vier ersten Kreuzungen ist die gewöhnliche monohybride. Die letzte Kreuzung dagegen zeigt eine deutliche dihybride Spaltung; die braune Farbe der Sorte 0740 muss also von zwei Einheiten bedingt sein. Bei der Kreuzung 0201 × 0715 scheint die Linie *a* sich in der gewöhnlichen monohybriden Weise zu verhalten, wogegen die Linie *b* sehr abweichendes Zahlen-

verhältniss zeigt; ohne Kenntniss des Verhaltens der F_3 kann aber keine Erklärung desselben gegeben werden.

Unter sämtlichen 7 gekreuzten braunährigen Sommerweizensorten, 0503, 0510, 0603, 0715, 0729, 0740 und Rot. Schlanstedter, hat also nur eine, 0740, zwei Einheiten für die braune Farbe gezeigt; bei den übrigen ist nur eine Farbeneinheit vorhanden.

Aus dem Charakter der braunen Farbe ist durchaus nicht ersichtlich, dass die Sorte 0740 zwei Einheiten besitzt. Zwar ist die Farbe bei 0740 etwas (doch unbedeutend) tiefer braun als z. B. bei 0729, aber zwischen 0740 und anderen Sorten, wie 0503, sind keine sicheren Differenzen bemerkbar. Nach dem oben gesagten kann dieselbe Farbeneinheit ebenso grosse oder noch grössere erbliche Schwankungen zeigen.

Wir haben also hier ein neues Beispiel davon, dass man aus einer bestimmten Ausseneigenschaft nichts sicheres betreffs der wirklichen Einheiten schliessen kann.

Bei Kreuzungen zwischen verschiedenen braunährigen Sorten, 0503 × 0729, Rot. Schlanstedter × 0715 und Rot. Schlanstedter × 0729, waren alle F_2-Individuen braun (keine weiss). Es ist dadurch bewiesen worden, dass bei diesen vier Sorten, die aus verschiedenen Ländern stammen [1]), dieselbe Einheit für die braune Farbe vorhanden ist.

Interessant ist, dass 0740, die zwei Einheiten für die braune Farbe besitzt, direkt aus einer alten in der Provinz Dalarne gebauten Landesweizenrasse stammt. Diese alte Rasse hat durchweg braune, begrannte Ähren und zeigt einen hohen Grad von Homogenität. Andere alte Sommerweizenrassen sind Gemische von braun- und weissährigen Formen, die sich ja leicht mit einander kreuzen können. Infolgedessen dürfte es bei solchen Rassen schwieriger sein, braunährige Formen zu finden, bei denen die braune Farbe von mehr als einer Einheit bedingt wäre.

b. *Winterweizenkreuzungen.*

Beim Winterweizen sind nur wenige braunährige Sorten mit weissährigen von mir gekreuzt worden. Drei Kreuzungen mit der braunährigen Sorte 0705 haben sich auf die gewöhnliche Weise verhalten:

0705 braun × 0103 weiss. F_2. 3 braun, 10 hellbraun, 4 weiss.
0203 weiss × 0705 braun. » 77 braun–hellbraun, 23 weiss.
0401 weiss × 0705 braun. » überwiegend braun–hellbraun, ein Teil weiss.

Von der Kreuzung 0401 × 0705 wurden in F_3 drei Pflanzen der braunen–hellbraunen Gruppe ausgesät, von denen eine nur braune Nachkommen lieferte, die beiden anderen dagegen die gewöhnliche Spaltung, etwa 70 % braun, 30 % weiss, zeigten; ausserdem wurde eine weisse Pflanze ausgesät, die konstant weiss blieb.

[1]) Rot. Schlanstedter ist ursprünglich ein französischer Weizen (= Bordeauxweizen), 0715 ist einer norwegischen Landesweizensorte entnommen, und 0729 stammt ursprünglich aus Schweden.

Von zwei braunen nochmals ausgesäten Pflanzen einer der spaltenden Parzellen zeigte sich die eine konstant braun, die andere ergab wieder die gewöhnliche Spaltung.

Von der Kreuzung 0203 × 0705 wurden drei weisse Pflanzen ausgesät, welche nur weisse Nachkommen lieferten.

Das Verhalten der vier weissen Parzellen in F_3 mit insgesamt etwa 200 Individuen lässt darauf schliessen, dass auch beim Winterweizen der Vicinismus ziemlich selten ist. Wenn die weissen F_2-Pflanzen an einzelnen Blumen von braunen Nachbarpflanzen bestäubt worden wären, so hätte man bei den weissen Parzellen in F_3 einzelne braune Pflanzen finden müssen; es gab aber keine solchen. Bestäubung von braunen Nachbarpflanzen kam also jedenfalls seltener vor als bei einer Blume auf 200.

Die bis jetzt besprochenen Winterweizenkreuzungen sind mit Hinsicht auf die braune Farbe sicher monohybrid. Die braune Farbe der Sorte 0705 besteht m. a. W. aus nur einer Elementareigenschaft. Von Interesse ist dabei, dass die braune Farbe der Sorte 0705 ziemlich hell ist, wenn es auch offenbar noch hellere erbliche Nuancen der braunen Farbe giebt. Auch bei diesen Kreuzungen deuten die Parzellen in F_3, obwohl wenig zahlreich, darauf hin, dass bei monohybrider Spaltung erbliche Abstufungen der braunen Farbe entstehen können, die schwächer als die Elternabstufung sind.

Dagegen giebt es andere braunährige Winterweizensorten (die auch eine tiefer braune Farbe als die Sorte 0705 zeigen), bei denen die braune Farbe von zwei unabhängigen Einheiten bedingt sein muss. Eine solche Sorte ist die aus einer Landesweizenrasse vom mittleren Schweden getrennte 0728. Diese wurde mit verschiedenen weissen Sorten gekreuzt, und die braune Farbe hat in allen Fällen eine sehr schöne dihybride Spaltung in F_2 gezeigt, wie aus der folgenden Übersicht näher hervorgeht. Bei allen diesen Kreuzungen bestand F_1 aus mehreren Individuen (*a*, *b* etc.), die in Bezug auf ihr Vererbungsverhalten wie gewöhnlich jedes für sich untersucht worden sind.

Spaltung in F_2:

0203 × 0728	*a.*	56	braun–hellbraun,	4	weiss	= 14.0	braun–hellbraun	:	1	weiss
» »	*b.*	106	» »	7	»	= 15.1	» »		1	»
» »	*c.*	128	» »	10	»	= 12.8	» »		1	»
» »	*d.*	158	» »	10	»	= 15.8	» »		1	»
»	Summa	448	braun–hellbraun,	31	weiss	= 14.5	braun–hellbraun	:	1	weiss

0234 × 0728	*a.*	47	braun–hellbraun,	3	weiss	= 15.1	braun–hellbraun	:	1	weiss
» »	*b.*	85	» »	6	»	= 14.2	» »		1	»
» »	*c.*	101	» »	6	„	= 16.8	» »		1	»
	Summa	233	braun–hellbraun,	15	weiss	= 15.5	braun–hellbraun	:	1	weiss

0406 × 0728	*a.*	81	braun–hellbraun,	7	weiss	= 11.7	braun–hellbraun	:	1	weiss
» »	*b.*	78	» »	7	»	= 11.1	» »		1	»
» »	*c.*	36	» »	2	»	= 18.0	» »		1	»
» »	*d.*	68	» »	4	»	= 17.0	» »		1	»
» »	*e.*	111	» »	4	»	= 27.8	» »		1	»
» »	*f.*	127	» »	8	»	= 15.9	» »		1	»
»	Summa	501	braun–hellbraun,	32	weiss	= 15.7	braun–hellbraun	:	1	weiss
0542 × 0728	*a.*	88	braun–hellbraun,	7	weiss	= 12.6	braun–hellbraun	:	1	weiss
» »	*b.*	140	» »	9	»	= 15.6	» »		1	»
»	Summa	228	braun–hellbraun,	16	weiss	= 14.3	braun–hellbraun	:	1	weiss

Summa sämtl. Kreuz. 1410 braun–hellbraun, 94 weiss = 15.0 braun–hellbraun : 1 weiss.

Diese Kreuzungen sind in F_3 bis jetzt nicht untersucht worden, aber die Zahlen sämtlicher Kreuzungen gleichen sich so sehr und stimmen, besonders wenn die verschiedenen Linien derselben Kreuzung zusammengerechnet werden, so dass man eine grössere Individuenzahl erhält, mit dem Verhältnisse 15 : 1 so gut überein, dass an der dihybriden Natur dieser Kreuzungen gar nicht gezweifelt werden kann. Die braune Farbe der Sorte 0728 ist also von zwei Einheiten bedingt.

Bei einer anderen Reihe von Kreuzungen, zwischen einer braunährigen Landesweizensorte aus Uppland und verschiedenen weissährigen Sorten, dürfte auch die dihybride Spaltung vorhanden sein, obwohl die Zahlenverhältnisse anfangs kaum dafür zu sprechen scheinen. [1])

0501 weiss × Uppl. braun. Landesweizen.		F_2.	77	braun–hellbraun,	10	weiss	= 7.7 braun : 1 weiss				
0302 weiss × Uppl. braun. Landesweizen	*a.*	»	46	» »	6	weiss	= 7.7 braun : 1 weiss				
» » » » »	*b.*	»	39	» »	8	weiss	= 4.9 braun : 1 weiss				

Uppl. braun. Landesweizen × weisse Triticum compactum–Sorte » Spaltung braun–weiss (das Verhältniss braun : weiss wurde nicht bestimmt).

Von der Kreuzung 0302 × Uppl. braun. Landesweizen *b* wurden 4 (α—δ) Pflanzen der braunen–hellbraunen Gruppe ausgesät, mit folgendem Resultat:

α. F_3. Spaltung tiefer–heller braun.
β. » Konstant braun.
γ. » Spaltung 30 braun–hellbraun, 4 weiss.
δ. » Spaltung 6 braun–hellbraun, 1 weiss.

[1]) Diese Kreuzungen, welche schon von v. Tschermak (Zeitschr. f. das landwirtsch. Versuchswesen in Österreich 1901, p. 1035) kurz besprochen werden, repräsentieren die in der Einleitung S. 2 erwähnten »Ausnahmen» von der Mendelschen Regel.

Von α wurden 4 Pflanzen ausgesät, deren Nachkommenparzellen sich etwas verschieden zeigten, indem zwei durchschnittlich etwas heller braun waren als die anderen. Von γ wurden ausgesät: 1 weisse Pflanze, die sich konstant weiss zeigte, und 3 braune–hellbraune Pflanzen, von denen zwei konstant braun blieben, eine dagegen Spaltung (40 braun : 2 weiss) zeigte. Von δ wurden schliesslich 4 hellbraune Individuen weiter geprüft, und von diesen zeigte eines wieder Spaltung (15 braun–hellbraun : 2 weiss), zwei blieben konstant hellbraun (von entschieden hellerer Nuance als die braune Elternsorte), und das vierte ergab die Spaltung 20 hellbraun–beinahe weiss : 13 rein weiss.

Dank der letzten Parzelle liegt eine Deutung der merkwürdigen Zahlenverhältnisse ziemlich nahe. Es kann wohl kaum ein Zufall sein, dass die braunen Individuen bei allen übrigen spaltenden Parzellen zu zahlreich sind, um auf das gewöhnliche Verhältniss 3 : 1 schliessen zu lassen. Höchst wahrscheinlich sind auch diese Kreuzungen dihybrid, d. h. die braune Farbe der Elternsorte wird von zwei Einheiten, B_1, B_2, bedingt, die jede für sich ein Merkmalspaar mit ihrem Fehlen, b_1, b_2, bilden. Wenn z. B. B_1 für sich allein eine nur hellbraune Nuance bewirkt, so ist es sehr wahrscheinlich, dass die Heterozygoten $B_1 b_2 \times b_1 b_2$ zum Teil eine anscheinend weisse Farbe zeigen. Die letzt erwähnte Parzelle, die nur hellbraune–weisse Individuen zeigte, ist offenbar auf eine derartige Gametenverbindung zurückzuführen, denn teils wird nur hellbraun (nicht braun) gebildet, teils werden hellbraun und weiss durch die »beinahe weissen» kontinuierlich verbunden. Da hier nur eine der Einheiten vorhanden ist, wird die Kreuzung monohybrid, und die Spaltung 20 : 13 gehört offenbar zu dem Verhältnisse 1 : 2 : 1. Die weissen sind zu zahlreich, umfassen aber sicherlich einige Heterozygoten, da ja »beinahe weiss» und rein weiss nicht sicher von einander unterschieden werden können. Aber ebenso wie die weissen bei der monohybriden Spaltung (nach $B_1 b_2 \times b_1 b_2$) zahlreicher als 1 auf 3 braune werden, ebenso müssen sie natürlich bei der dihybriden Spaltung (nach $B_1 B_2 \times b_1 b_2$) zahlreicher als 1 auf 15 braune werden, wenn ein Teil der Heterozygoten $B_1 b_2 \times b_1 b_2$ und $b_1 b_2 \times B_1 b_2$ weiss werden. Wenn z. B. etwa die Hälfte dieser Heterozygoten weiss erscheinen, werden wir 2 weisse auf 14 braune bekommen = 7 braun : 1 weiss. Auf diese Weise sind also die vom dihybriden Schema 15 : 1 abweichenden Zahlenverhältnisse dieser Kreuzungen leicht zu erklären.

Von der Kreuzung 0501 × Uppl. braun. Landesweizen wurden 2 Pflanzen der braunen–hellbraunen Gruppe ausgesät, von denen eine, α, die F_2-Spaltung wiederholte (hauptsächlich braun–hellbraun, nur einige Prozente weiss), die andere, β, dagegen konstant braun verblieb. Von der α-Parzelle wurden wieder als F_4 ausgesät : eine hellbraune Pflanze, die konstant hellbraun verblieb; eine zweite hellbraune Pflanze, welche spaltete (die Zahlen der braunen und weissen wurden nicht bestimmt); und eine dritte, braune, die sich konstant braun zeigte. Von der spaltenden F_4-Parzelle wurde wieder eine hellbraune Pflanze geprüft, die in F_5 die Spaltung 124 braun : 42 weiss, also eine schöne monohybride, zeigte. Auch bei dieser Kreuzung hat es sich also als ziemlich sicher herausgestellt, dass in F_3 und F_4 etc.

sowohl dihybride wie monohybride Spaltung vorkommt, und dass konstant hellbraune Formen sich reinzüchten lassen.

Von der Kreuzung Uppl. braun. Landesweizen × weiss. Trit. compactum ist nur zu erwähnen, dass gewisse Parzellen in F_3 und F_4 Spaltung braun–hellbraun aufwiesen.

Nach dem jetzt angeführten kann wohl kein Zweifel darüber obwalten, dass die braune Ährenfarbe des Uppl. braun. Landesweizens von zwei Farbeneinheiten bedingt wird. Freilich ist die Anzahl der in F_3, F_4 usw. angebauten Parzellen zu gering gewesen, um die Sache völlig exakt beweisen zu können, aber besonders die Tatsache, dass deutliche monohybride Spaltungen neben Spaltungen von derselben Art wie in F_2 vorkommen, und dass die Heterozygoten hellbraun × weiss nicht immer von den rein weissen unterschieden werden können, spricht entschieden dafür, dass die in F_2 gefundenen Zahlenverhältnisse nicht auf die Spaltung 3 : 1 sondern auf die Spaltung 15 : 1 zurückzuführen sind, oder m. a. W. dass die Kreuzungen mit Hinsicht auf die Ährenfarbe dihybrid sind.

Für eine der Farbeneinheiten, B_1, scheint aus obigen hervorzugehen, dass sie eine hellbraune Nuance bewirkt. Die Spaltung hellbraun–weiss deutet nämlich gewissermassen darauf hin. Welche Nuance die andere Einheit, B_2, für sich allein bewirkt, haben dagegen die bis jetzt gemachten Untersuchungen nicht zeigen können. Die monohybride Spaltung 124 braun : 42 weiss, wo die Heterozygoten höchst wahrscheinlich sämtlich die braune Farbe zeigen, deutet jedoch darauf hin, dass die Einheit B_2 für sich allein eine tiefer braune Nuance als B_1 bewirkt.

Qualitativ sind jedenfalls die beiden Einheiten von einander nicht zu trennen. Durch ihr verschiedenes Zusammentreten ($B_1 b_2$, $b_1 B_2$ und $B_1 B_2$) verursachen die Einheiten nur quantitative Differenzen, etwas verschieden tiefe braune Farbe; das ist alles. Nur die Spaltungsverhältnisse braun : weiss, aber nicht die Differenzen der Farbe zwischen den braunen Pflanzen, zeigen mit Sicherheit, dass die braune Farbe von zwei Einheiten bedingt ist.

Wir haben also hier ein neues Beispiel davon, dass auch eine geringfügige quantitative erbliche Variation einer Eigenschaft auf das verschiedene Zusammenwirken gewisser selbständiger Einheiten zurückzuführen sein kann.

In diesem Zusammenhange mag auch eine andere Sache kurz besprochen werden, nämlich die Spaltung braunähriger Individuen, die in weissen Winterweizensorten spontan entstehen. Es ist eine wohlbekannte Tatsache, dass in weissen Sorten, nach einzelnen Pflanzen gezüchtet, auch wenn sie einige Jahre völlig konstant weiss geblieben sind, mit der Zeit vereinzelte braune Individuen spontan auftreten. Ein solches Auftreten vereinzelter brauner Individuen ist in Svalöf bei allen weissen Sorten vorgekommen, sobald sie auf etwas grösseren Flächen (z. B. 10—100 qm.) vermehrt worden sind, ist also sogar eine regelmässige Erscheinung. Ob diese abweichenden Individuen infolge natürlicher Kreuzungen mit auf den Versuchsfeldern angebauten braunen Sorten entstehen oder ganz spontane Variationen = Mutationen bezeichnen, ist eine Frage, die hier nicht näher erörtert

werden soll. In beiden Fällen müssen die braunährigen Individuen, wenn sie in dem Jahre, wo sie sich zuerst zeigen, isoliert und weiter geprüft werden, Spaltung braun–weiss zeigen. De Vries hat bekanntlich gezeigt, dass Mutationen als Bastarde entstehen. [1]) Auch wenn die braunährigen Individuen Mutationen bezeichnen, muss die einzelne mutierende braune Gamete sich mit einer typischen weissen vereinigen, und das Resultat wird also eine Kreuzung zwischen der braunen Mutation und der typischen weissen Sorte sein. Da F_1 der Kreuzungen braun × weiss im allgemeinen braun–hellbraun wird, müssen die braunen abweichenden Individuen Spaltung braun–weiss zeigen, sobald sie F_1 repräsentieren (was natürlich nur sicher ist, wenn man die Individuen in dem Jahre findet, wo sie sich zum erstenmal in einer bisher mit völliger Sicherheit konstant weissen Sorte zeigen), mögen sie nun Mutationen oder Resultate natürlicher Kreuzungen sein. Es ist aber von Interesse, dass diese Spaltung, wenigstens in den allermeisten untersuchten Fällen, sicher monohybrid ist. Es sind im Laufe der Jahre eine Menge solcher braunen Individuen, aus weissen Sorten entnommen, separat ausgesät worden, und die Annotationen über die Nachkommenparzellen lassen, obwohl genaue Rechnung der Individuen hier seltener gemacht worden ist, keinen Zweifel darüber bestehen, dass die Spaltung auf das gewöhnliche Verhältniss 1 : 2 : 1 zurückzuführen ist. In gewissen Fällen wurde z. B. annotiert: $^2/_3$ braun $^1/_3$ weiss, $^3/_4$ braun $^1/_4$ weiss oder $^4/_5$ braun $^1/_5$ weiss; in anderen Fällen erschienen die weissen ebenso oder annähernd ebenso zahlreich wie die braunen, was wohl daraus zu erklären ist, dass gewisse Heterozygoten, wie schon oben hervorgehoben wurde, beinahe weiss werden und dadurch den rein weissen Individuen sehr ähnlich erscheinen. In der Tat sind auch gewisse solche beinahe weisse Individuen, die von den rein weissen kaum sicher unterschieden werden können, bisweilen geprüft worden und haben — ebenso wie die früher erwähnten weissen Heterozygoten bei Sommerweizensorten — Spaltung ergeben.

Einige Beispiele von dem Verhalten solcher spontan entstehenden Individuen mit abweichender Ährenfarbe mögen jetzt angeführt werden:

Bei der Sorte 0504 waren die Nachkommenindividuen einer Elitepflanze sämtlich weiss; die Sorte war also konstant weiss. Die Nachzucht dieser Individuen zeigte aber unter etwa 400 Individuen 1 abweichendes, braunes Individuum, welches im folgenden Jahre etwa $^3/_4$ braune, $^1/_4$ weisse Nachkommen ergab. Bei der Sorte 0502 war sowohl eine Parzelle aus einer einzelnen Pflanze als auch die Nachzucht dieser Parzelle (s. g. Kontrollparzelle; etwa 500 Individuen) konstant weiss, aber unter den Nachkommen dieser 500 Individuen (auf einer Fläche von etwa 100 qm.) tauchten einzelne braune Individuen auf. Zwei solche Individuen wurden ausgesät und zeigten beide wie gewöhnlich Spaltung braun–weiss (etwa $^2/_3$ braun, $^1/_3$ weiss). Eine aus einer grösseren Parzelle der Sorte 0712 isolierte braune Pflanze zeigte in ihrer Nachkommenschaft die Spaltung 4 braun : 1 weiss; eine auf einer Kontrollparzelle (etwa 500 Individuen) der Sorte 0716 (mit behaarten weissen Ähren) ge-

[1]) Mutationstheorie, II, p. 503.

fundene braunbehaarte ergab etwa $^2/_3$ braune, $^1/_3$ weisse Nachkommen. Eine aus einer grossen Vermehrung der Sorte 0406, Boreweizen, isolierte abweichende braune Pflanze ergab 120 braun, 40 weiss, oder gerade das Verhältniss 3 braun : 1 weiss. Ähnliche Beispiele können von den sämtlichen zahlreichen, nach einzelnen Pflanzen gezüchteten und einige Generationen hindurch vermehrten weissährigen Pedigreesorten angeführt werden. Umgekehrt wurde aus einem grossen Felde der oben erwähnten braunährigen Sorte 0705 eine beinahe weisse Pflanze isoliert, von deren Nachkommen etwa $^3/_4$ hellbraun—beinahe weiss, $^1/_4$ rein weiss waren. Ein Individuum der ersten Gruppe wurde weiter geprüft, und die Nachkommenparzelle zeigte nochmals Spaltung hellbraun–weiss. Von dieser Parzelle wurden dann 9 als weiss bezeichnete Pflanzen ausgesät, von denen 8 konstant weiss blieben, 1 dagegen die Spaltung hellbraun–weiss wiederholte.

Es hat sich ferner gezeigt, dass die bei den weissen Sorten neu auftretenden braunen Individuen von tiefer oder heller brauner Farbe sein können. Von der Sorte 0312 wurden in einer Kontrollparzelle mit etwa 500 Individuen, deren Mutterpflanzen sämtlich sicher weiss waren, zwei abweichende braune Individuen gefunden, davon eines mit nur hellbrauner Farbe. Dieses ergab Spaltung hellbraun–weiss, das braune dagegen Spaltung braun(überwiegend)–weiss.

Diese sämtlichen Beispiele zeigen, dass eine Spaltung bei spontan entstehenden braunährigen Abweichungen immer stattfindet, sobald diese schon in dem Jahre, wo sie sich zuerst zeigen, gefunden werden. Eine sofortige Konstanz habe ich dann niemals beobachtet.

Wenn dagegen braune Abweichungen auf grossen Feldern von jahrelang angebauten Sorten gefunden werden, bei denen das Entstehen der Abweichungen mehrere Jahre vorher hat beginnen können, ist es ziemlich natürlich, dass dieselben konstant braune Nachkommenschaft liefern. Wie schon in der Einleitung (S. 15) hervorgehoben ist, müssen in der Nachkommenschaft eines Bastardes die in Bezug auf eine Eigenschaft konstanten, d. h. homozygoten Individuen im Verhältniss zu den spaltenden, d. h. heterozygoten, immer mehr zunehmen. Aus einer einige Jahre angebauten Vermehrung der Sorte 0406, Boreweizen, wurden im Jahre 1901 19 braunährige Individuen isoliert und separat geprüft. Von diesen blieben 17 konstant braun; nur 2 ergaben Spaltung braun–weiss.

Bei Kreuzungen verschiedener weissähriger Sorten ist es bisweilen eingetroffen, dass auf einzelnen F_3-Parzellen vereinzelte braune Individuen entstanden. Dies Verhältniss hat jedoch offenbar mit der Kreuzung nichts zu tun. Auch bei anderen Parzellen kommen nach dem oben gesagten braune Abweichungen vor, und nichts deutet darauf hin, dass solche Abweichungen nach Kreuzungen öfter entstehen sollten als sonst. In beiden Fällen sind ja natürliche Kreuzungen mit auf dem Versuchsfelde angebauten braunen Sorten oder spontanes Entstehen der Abweichungen gleich möglich.

Die Resultate der Untersuchungen über die braune Ährenfarbe beim Weizen können in folgender Weise zusammengefasst werden:

Die meisten braunährigen Formen haben bei Kreuzungen gezeigt, dass sie nur eine Einheit als Grundlage der braunen Farbe besitzen; die Spaltung muss dann in der gewöhnlichen Weise (1 : 2 : 1) stattfinden. Aus weissährigen Sorten spontan entstandene braunährige Individuen haben in ihrer Nachkommenschaft auch stets die gewöhnliche Spaltung gezeigt.

Mehrere braune Formen spalten jedoch in dihybrider Weise und zeigen dadurch, dass die braune Farbe bei ihnen von zwei Einheiten bedingt sein muss. Diese Formen haben eine relativ tief braune Farbe; doch zeigen gewisse Formen mit nur einer Farbeneinheit ungefähr ebenso tiefe Farbe, und nur die Spaltungszahlen braun : weiss können deshalb lehren, ob eine oder zwei Einheiten für die braune Farbe vorhanden sind.

Die Formen mit zwei Einheiten für die braune Farbe stammen alle aus alten Landesweizenrassen.

Es giebt also für die braune Ährenfarbe, ebenso wie für die schwarze Spelzenfarbe beim Hafer, mehrere Einheiten (oder wenigstens mehr als eine), die auch hier qualitativ von einander nicht unterschieden werden können. Die erblichen (homozygoten) Abstufungen der braunen Ährenfarbe werden zum Teil durch solche besondere Farbeneinheiten bewirkt. Andere erbliche Abstufungen kommen bei derselben Einheit vor und sind wahrscheinlich dem modifizierenden Einfluss anderer Eigenschaften zuzuschreiben.

Die Heterozygoten braun × weiss haben gewöhnlich die braune Farbe mehr oder weniger abgeschwächt. Bei Kreuzungen zwischen tiefer braunen und weissen Formen ist die Farbe der Heterozygoten immer deutlich braun, wenn auch abgeschwächt, und das monohybride Verhältniss wird folglich 3 braun : 1 weiss. Bei Kreuzungen zwischen hellbraunen und weissen Formen tritt dagegen die braune Farbe bei den Heterozygoten oft kaum oder nicht hervor, so dass eine Trennung von den homozygot weissen sich nicht durchführen lässt. Die Heterozygoten verbinden dann kontinuierlich braun mit weiss. Homozygot braune Formen können dagegen, so weit meine Untersuchungen es gezeigt haben, immer sicher von den rein weissen unterschieden werden, obwohl die braune Farbe bisweilen so schwach angedeutet ist, dass man von einer eigentlichen Diskontinuität in der Variation kaum reden kann.

3. Kornfarbe beim Weizen.

Es sind von mir 5 verschiedene Kreuzungen zwischen rot- und weisskörnigen Sorten untersucht worden. Gewisse von diesen haben sich unzweifelhaft auf die gewöhnliche monohybride Weise verhalten, ebenso wie anderswo bisher untersuchte

Kreuzungen. In der von v. Tschermak gegebenen Übersicht[1]) wird nur das gewöhnliche Verhältniss 3 rot : 1 weiss angegeben.

Die von mir untersuchten Kreuzungen haben sich auf folgende Weise verhalten:

0401	rot × 0705	weiss.		F_2.	31	rot,	9	weiss	= 3.4	rot :	1	weiss.
0203	rot × 0705	weiss.		»	72	»	28	»	= 2.6	»	1	»
0235	rot × 0470	weiss	*a.*	»	32	»	6	»	= 5.3	»	1	»
»	»	»	»	*b.*	» 67	»	13	»	= 5.2	»	1	»
»	»	»	»	*c.*	» 63	»	15	»	= 4.2	»	1	»

0315	weiss × Schwed.	Sammetweizen	rot	*a.*	F_2.	78	rot,	0	weiss.
»	»	»	»	*b.*	»	30	»	0	»
»	»	»	»	*c.*	»	49	»	0	»
»	»	»	»	*d.*	»	31	»	0	»
»	»	»	»	*e.*	»	86	»	0	»
»	»	»	»	*f.*	»	110	»	0	»
0501	rot × 0704	weiss.			»	55	»	1	»

Die zwei ersten Kreuzungen folgen offenbar dem monohybriden Schema. Die rotkörnigen Individuen konnten hier stets ohne Schwierigkeit von den weisskörnigen unterschieden werden. Bei der Kreuzung 0235 × 0470 sind die roten in allen drei Fällen zahlreicher, als sie sein sollten; aber bei einer so kleinen Zahl von Individuen können solche Abweichungen noch zufällig sein. Die Kreuzung wurde jedoch bis jetzt in F_3 nicht verfolgt, und eine nähere Erklärung der ziemlich stark abweichenden Zahlenverhältnisse kann daher vorläufig nicht gegeben werden.

Die beiden letzten Kreuzungen verhielten sich dagegen offenbar in ganz anderer Weise. Bei der Kreuzung *0315 × Schwed. Sammetweizen* zeigten sämtliche 6 F_1-Individuen nur rotkörnige Abkömmlinge (die jedoch zum Teil offenbar heller rotkörnig als bei der Elternsorte waren). Diese Kreuzung ergab also eine konstant rote zweite Generation. Dass dies nicht die Folge einer irgendwie misslungenen oder fehlerhaft gemachten Kreuzung war, ging schon daraus hervor, dass die Muttersorte weisskörnig war; ausserdem waren die F_1-Pflanzen, mit Hinsicht z. B. auf den Ährentypus, deutlich intermediär zwischen den Elternsorten. Um das Verhältniss näher zu erforschen, liess ich daher sämtliche 78 F_2-Pflanzen der Linie *a* auf ebenso vielen isolierten Parzellen aussäen. Durch dieses vollständige Verfolgen der Kreuzung in F_3 hat sich das abweichende Verhältniss aufklären lassen. Nach den bei der Ährenfarbe usw. gemachten Erfahrungen lag die Annahme schon im voraus ziemlich nahe, dass die rote Kornfarbe des Schwed. Sammetweizens keine einfache Elementareigenschaft bilde, sondern vielleicht aus mehreren Einheiten bestehe, weshalb auch, bei einer begrenzten Zahl von Individuen, weisskörnige Individuen in F_2 nicht zum Vorschein kommen. Das Verhalten der F_3-Parzellen

[1]) in Fruwirth, Die Züchtung landwirtsch. Kulturpfl. IV, 1907, p. 138.

bestätigte durchaus diese Annahme. In F_3 trat nämlich nun bei einem Teil der Parzellen Spaltung rot–weiss auf, und zwar war die Art der Spaltung sehr verschieden, indem nämlich gewisse Parzellen deutlich monohybride Spaltung, 3 rot : 1 weiss, zeigten, während bei anderen Parzellen die relative Zahl der weissen viel geringer war. Das Verhalten der 78 Parzellen geht aus folgender Übersicht hervor:

	rot	weiss		rot	weiss		rot	weiss		rot	weiss
1.	42	2	21.	37	2	41.	55	18	61.	13	0
2.	15	0	22.	58	0	42.	82	0	62.	12	0
3.	85	0	23.	26	0	43.	68	21	63.	7	0
4.	24	0	24.	13	0	44.	58	0	64.	152	0
5.	13	0	25.	13	0	45.	42	1	65.	74	0
6.	95	0	26.	18	0	46.	36	0	66.	88	0
7.	42	17	27.	25	0	47.	61	0	67.	58	0
8.	65	0	28.	34	0	48.	69	0	68.	47	2
9.	37	0	29.	34	0	49.	56	0	69.	108	0
10.	21	0	30.	6	0	50.	24	1	70.	125	2
11.	57	0	31.	4	0	51.	38	0	71.	59	3
12.	51	1	32.	15	0	52.	23	0	72.	40	2
13.	60	6	33.	23	0	53.	9	2	73.	86	9
14.	69	0	34.	29	0	54.	37	0	74.	45	1
15.	41	3	35.	167	0	55.	33	11	75.	72	0
16.	29	7	36.	30	0	56.	36	0	76.	67	8
17.	52	2	37.	38	12	57.	32	0	77.	42	0
18.	33	9	38.	81	6	58.	47	0	78.	14	1
19.	52	4	39.	73	0	59.	25	2			
20.	49	0	40.	61	1	60.	18	0			

Von den 78 Parzellen wurden also 50 als konstant rot erkannt, während 28 Spaltung rot–weiss zeigten. Von den letztgenannten lassen die acht Parzellen 7, 16, 18, 37, 41, 43, 53 und 55 die monohybride Spaltung 3 rot : 1 weiss ganz zweifellos erkennen. Im ganzen ergeben diese Parzellen 307 rot, 97 weiss = 3.2 rot : 1 weiss. 15 andere Parzellen, nämlich 1, 13, 15, 17, 19, 21, 38, 50, 59, 68, 71, 72, 73, 76 und 90, zeigen auf 1 weisses Individuum 8—26 rote. Die Zahlenverhältnisse dieser Parzellen sind wahrscheinlich sämtlich auf die dihybride Spaltung 15 rot : 1 weiss zurückzuführen. Es ist nämlich einleuchtend, dass zufällige Abweichungen vom genannten Verhältnisse bei dihybrider Spaltung, wenn die Individuenzahl gering ist, leicht sehr gross werden können. Insgesamt ergeben die genannten 14 Parzellen 713 rot, 52 weiss = 13.7 rot : 1 weiss. Es sind aber noch fünf spaltende Parzellen übrig, 12, 40, 45, 70, 74, deren Zahlenverhältnisse kaum oder nicht zu der dihybriden Spaltung, sondern wahrscheinlicher zu der trihybriden Spaltung 63 rot : 1 weiss zu rechnen sind.

Die rote Farbe des Schwed. Sammetweizens sollte also von drei Einheiten, R_1, R_2, R_3 bedingt sein, die jede für sich rote Kornfarbe bewirken. Wenn dies der Fall ist, und wenn jede Einheit mit dem resp. Fehlen derselben, r_1, r_2, r_3, ein Merkmalspaar bildet, dann wird die Kreuzung mit einer weisskörnigen Sorte in Bezug auf die Kornfarbe trihybrid, $R_1\,R_2\,R_3 \times r_1\,r_2\,r_3$. Es werden bei einer solchen Kreuzung acht Arten von Gameten gebildet, $R_1\,R_2\,R_3$, $R_1\,R_2\,r_3$, $R_1\,r_2\,R_3$, $r_1\,R_2\,R_3$, $R_1\,r_2\,r_3$, $r_1\,R_2\,r_3$, $r_1\,r_2\,R_3$ und $r_1\,r_2\,r_3$, welche mit einander 64 verschiedene Verbindungen eingehen können. Da von diesen 64 Verbindungen nur eine, $r_1\,r_2\,r_3 \times \times r_1\,r_2\,r_3$, in beiden Gameten sämtliche drei Farbeneinheiten entbehrt, also weiss wird, während alle anderen, da rot über weiss prävaliert, rot werden, wird man also in F_2 von 64 Individuen 63 rotkörnige und nur 1 weisskörniges bekommen. Wenn nur eine der Einheiten in einer der Gameten vorhanden ist (z. B. $R_1\,r_2\,r_3 \times \times r_1\,r_2\,r_3$), wird die Verbindung eine monohybride, und das aus dieser Verbindung hervorgegangene Individuum muss in F_3 die Spaltung 3 rot : 1 weiss ergeben. Wenn in der Verbindung zwei Einheiten, jede in nur einer Gamete, vorhanden sind (z. B. $R_1\,R_2\,r_3 \times r_1\,r_2\,r_3$ oder $R_1\,r_2\,r_3 \times r_1\,R_2\,r_3$ oder $r_1\,R_2\,r_3 \times r_1\,r_2\,R_3$ usw.), dann muss die Spaltung in F_3 dihybrid (15 rot : 1 weiss) werden. Enthält die Verbindung aber drei Einheiten, z. B. $R_1\,R_2\,R_3 \times r_1\,r_2\,r_3$ oder $r_1\,r_2\,R_3 \times R_1\,R_2\,r_3$ usw., dann wird die F_2-Spaltung (63 rot : 1 weiss) wiederkehren. Sobald dagegen ein und dieselbe Einheit in beiden Gameten vorhanden ist (z. B. $R_1\,r_2\,r_3 \times R_1\,r_2\,R_3$ usw.), und auch natürlich wenn zwei (z. B. $R_1\,r_2\,R_3 \times R_1\,R_2\,R_3$) oder alle drei Einheiten ($R_1\,R_2\,R_3 \times R_1\,R_2\,R_3$) den beiden Gameten gemeinsam sind, wird F_3 konstant rot. Wie die untenstehende Übersicht näher zeigt, sollen von 64 F_2-Individuen sich in F_3 37 konstant rot und 1 konstant weiss zeigen, 8 Spaltung 63 rot : 1 weiss, 12 Spaltung 15 rot : 1 weiss und 6 Spaltung 3 rot : 1 weiss ergeben:

	F_2	F_3			F_2	F_3	
$R_1\,R_2\,R_3 \times R_1\,R_2\,R_3$	rot	konstant	rot	$R_1\,r_2\,R_3 \times R_1\,R_2\,R_3$	rot	konstant	rot
» $\times R_1\,R_2\,r_3$	»	»	»	» $\times R_1\,R_2\,r_3$	»	»	»
» $\times R_1\,r_2\,R_3$	»	»	»	» $\times R_1\,r_2\,R_3$	»	»	»
» $\times r_1\,R_2\,R_3$	»	»	»	» $\times r_1\,R_2\,R_3$	»	»	»
» $\times R_1\,r_2\,r_3$	»	»	»	» $\times R_1\,r_2\,r_3$	»	»	»
» $\times r_1\,R_2\,r_3$	»	»	»	» $\times r_1\,R_2\,r_3$	»	Spaltung	63 : 1
» $\times r_1\,r_2\,R_3$	»	»	»	» $\times r_1\,r_2\,R_3$	»	konstant	rot
» $\times r_1\,r_2\,r_3$	»	Spaltung	63 : 1	» $\times r_1\,r_2\,r_3$	»	Spaltung	15 : 1
$R_1\,R_2\,r_3 \times R_1\,R_2\,R_3$	»	konstant	rot	$r_1\,R_2\,R_3 \times R_1\,R_2\,R_3$	»	konstant	rot
» $\times R_1\,R_2\,r_3$	»	»	»	» $\times R_1\,R_2\,r_3$	»	»	»
» $\times R_1\,r_2\,R_3$	»	»	»	» $\times R_1\,r_2\,R_3$	»	»	»
» $\times r_1\,R_2\,R_3$	»	»	»	» $\times r_1\,R_2\,R_3$	»	»	»
» $\times R_1\,r_2\,r_2$	»	»	»	» $\times R_1\,r_2\,r_3$	»	Spaltung	63 : 1
» $\times r_1\,R_2\,r_3$	»	»	»	» $\times r_1\,R_2\,r_3$	»	konstant	rot
» $\times r_1\,r_2\,R_3$	»	Spaltung	63 : 1	» $\times r_1\,r_2\,R_3$	»	»	»
» $\times r_1\,r_2\,r_3$	»	»	15 : 1	» $\times r_1\,r_2\,r_3$	»	Spaltung	15 : 1

		F_2	F_3				F_2	F_3	
$R_1 r_2 r_3$	$\times R_1 R_2 R_3$	rot	konstant	rot	$r_1 r_2 R_3$	$\times R_1 R_2 R_3$	rot	konstant	rot
»	$\times R_1 R_2 r_3$	»	»	»	»	$\times R_1 R_2 r_3$	»	Spaltung	63 : 1
»	$\times R_1 r_2 R_3$	»	»	»	»	$\times R_1 r_2 R_3$	»	konstant	rot
»	$\times r_1 R_2 R_3$	»	Spaltung	63 : 1	»	$\times r_1 R_2 R_3$	»	»	»
»	$\times R_1 r_2 r_3$	»	konstant	rot	»	$\times R_1 r_2 r_3$	»	Spaltung	15 : 1
»	$\times r_1 R_2 r_3$	»	Spaltung	15 : 1	»	$\times r_1 R_2 r_3$	»	»	15 : 1
»	$\times r_1 r_2 R_3$	»	»	15 : 1	»	$\times r_1 r_2 R_3$	»	konstant	rot
»	$\times r_1 r_2 r_3$	»	»	3 : 1	»	$\times r_1 r_2 r_3$	»	Spaltung	3 : 1
$r_1 R_2 r_3$	$\times R_1 R_2 R_3$	»	konstant	rot	$r_1 r_2 r_3$	$\times R_1 R_2 R_3$	»	»	63 : 1
»	$\times R_1 R_2 r_3$	»	»	»	»	$\times R_1 R_2 r_3$	»	»	15 : 1
»	$\times R_1 r_2 R_3$	»	Spaltung	63 : 1	»	$\times R_1 r_2 R_3$	»	»	15 : 1
»	$\times r_1 R_2 R_3$	»	konstant	rot	»	$\times r_1 R_2 R_3$	»	»	15 : 1
»	$\times R_1 r_2 r_3$	»	Spaltung	15 : 1	»	$\times R_1 r_2 r_3$	»	»	3 : 1
»	$\times r_1 R_2 r_3$	»	konstant	rot	»	$\times r_1 R_2 r_3$	»	»	3 : 1
»	$\times r_1 r_2 R_3$	»	Spaltung	15 : 1	»	$\times r_1 r_2 R_3$	»	»	3 : 1
»	$\times r_1 r_2 r_3$	»	»	3 : 1	»	$\times r_1 r_2 r_3$	weiss	konstant	weiss

	Konstant rot	Spaltend nach 63 : 1	Spaltend nach 15 : 1	Spaltend nach 3 : 1	Konstant weiss
Gefunden:	50 (45)	5 (10)	15	8	0
	55				
Berechnetes Verhältniss:	37	: 8	: 12	: 6	: 1
	45				

Es fällt sofort auf, dass der Parzellen mit der Spaltung 63 : 1 zu wenige sind. Die richtige Zahl dieser Gruppe kann jedoch nicht ermittelt werden, weil ja viele Parzellen eine weit geringere Anzahl von Individuen als 64 besitzen. Wenn man annimmt, dass von den 50 als konstant rot bezeichneten Parzellen 5 der Gruppe mit Spaltung 63 : 1 angehören, in welchem Falle die Zahlen der beiden ersten Gruppen mit den berechneten übereinstimmen würden ($45 : 10 = 37 : 8$), sollten wir das Verhältniss $45 : 10 : 15 : 8 : 0 = 37 : 8 : 12.3 : 6.6 : 0$ bekommen, welches mit dem berechneten 37 : 8 : 12 : 6 : 1 gut übereinstimmt.

Wenn also freilich die gefundenen Zahlen nur annähernd vollständig sind und folglich die trihybride Natur dieser Kreuzung nicht völlig exakt beweisen können, so muss doch ein näheres Nachdenken uns zu dem Resultat führen, dass keine andere Deutung dieser Kreuzung gegeben werden kann, als dass sie eine trihybride sei. Schon das Verhältniss der F_2, wo unter 75 usw. Individuen kein einziges weisskörniges gefunden wurde, schliesst z. B. die Annahme dihybrider Spaltung aus. In F_3 sollten sich übrigens bei dihybrider Spaltung die 16 Parzellen in folgender Weise verhalten: 7 konstant rot, 4 spaltend 15 rot : 1 weiss, 4 spaltend 3

rot : 1 weiss und 1 konstant weiss, was mit den gefundenen Zahlen gar nicht übereinstimmt. Ebensowenig kann die rote Kornfarbe aus vier Einheiten bestehen, denn dann müssten die F_3-Parzellen wieder ein ganz anderes Verhalten zeigen. Unter 256 Parzellen sollten dann nämlich 175 konstant rot, 1 konstant weiss werden, 16 die Spaltung 256 rot : 1 weiss, 32 die Spaltung 63 rot : 1 weiss, 24 die Spaltung 15 rot : 1 weiss und nur 8 die Spaltung 3 rot : 1 weiss zeigen. Von unseren 78 Parzellen müssten also nur 2—3 die Spaltung 3 : 1, und nur 7—8 die Spaltung 15 : 1 zeigen, was mit den gefundenen Zahlen auch nicht übereinstimmt.

Mit den bei trihybrider Spaltung berechneten Zahlen, *45* teils konstant rot teils mit der Spaltung 63 : 1, — *12* mit der Spaltung 15 : 1, — *6* mit der Spaltung 3 : 1, — *1* konstant weiss, stehen dagegen die sicher gefundenen entsprechenden Zahlen 55, 15, 8, 0 = *45* : *12.3* : *6.6* : *0* in so guter Übereinstimmung, dass an der Richtigkeit der Annahme von trihybrider Spaltung kaum zu zweifeln ist.

Merkwürdig ist es nur, dass in den 6 F_2-Parzellen, von denen eine sogar aus 110 Individuen bestand, kein einziges weisskörniges Individuum gefunden wurde. Es ist aber selbstverständlich, dass bei einer relativ begrenzten Zahl von Individuen die zufälligen Abweichungen von dem Verhältnisse 63 : 1 leicht sehr gross werden können, und es muss dabei natürlich oft eintreffen, dass unter 64 Individuen die Kombination $r_1 r_2 r_3 \times r_1 r_2 r_3$ nicht vorkommt.

Die Untersuchung hat mit ziemlich grosser Sicherheit zeigen können, dass die rote Kornfarbe des Schwed. Sammetweizens durch drei von einander unabhängige und je für sich selbständig spaltende Einheiten bedingt ist, und dass jede einzelne von diesen Einheiten imstande ist, für sich allein die rote Farbe zu bewirken.

Die rote Farbe zweier Sorten kann also von je einer selbständigen Einheit (R_1, R_2) herrühren. Durch Kreuzung dieser Sorten ($R_1 r_2 \times r_1 R_2$) müssen dann in F_2 $^1/_{16}$ weisse Individuen ($r_1 r_2$) entstehen. v. Tschermak erwähnt auch [1]), dass bei Kreuzung verschiedener rotkörniger Rassen einzelne weisskörnige Individuen erhalten werden können.

Zwischen den konstant roten Parzellen der dritten Generation zeigten sich nun ferner deutliche, wenn auch nicht grosse Differenzen in Bezug auf den Charakter der roten Farbe. Bei einigen Parzellen waren die Körner im glasigen Zustande durchschnittlich von einer schwächeren, etwas mehr graulich blassroten Farbe und zumal etwas mehr durchsichtig; bei anderen Parzellen waren die Körner durchschnittlich kräftiger, tiefer rot und weniger durchsichtig, ebenso wie bei der roten Vatersorte. Im mehligen Zustande zeigten sich die Körner im letzteren Falle stärker gelb, im ersteren dagegen matter, mehr graulich—weisslich gelb. Doch konnten auch die schwach roten und die gelben Körner immer sicher von den pigmentlosen, weissen, unterschieden werden. Von besonderem Interesse ist es offenbar, die rote Farbe bei den acht im Verhältnisse 3 : 1 spaltenden Parzellen zu vergleichen, denn

[1]) in Fruwirth, Die Züchtung landw. Kulturpfl. IV, 1907, p. 138.

hier treten ja die Einheiten gesondert auf ($R_1 r_2 r_3 \times r_1 r_2 r_3$, $r_1 R_2 r_3 \times r_1 r_2 r_3$, $r_1 r_2 R_3 \times r_1 r_2 r_3$). Aus diesen Parzellen ist am besten ersichtlich, welche Farbe die Einheiten jede für sich bewirken. Es zeigten sich denn auch hier deutliche Unterschiede, indem 3 Parzellen der Vatersorte ziemlich gleich waren, während 5 Parzellen bei sämtlichen roten Körnern eine etwas hellere, mehr blassrote Farbe aufwiesen. Bei einer Parzelle war die rote Farbe besonders blass, weshalb manche rote Individuen (Heterozygoten blassrot × weiss) hier nur mit Schwierigkeit von den weissen unterschieden werden konnten. Überhaupt erschweren natürlich die Heterozygoten sehr das Beurteilen der von den Einheiten bewirkten Farbenstufen. Da indessen die homozygoten Verbindungen $R_1 r_2 r_3 \times R_1 r_2 r_3$, $r_1 R_2 r_3 \times r_1 R_2 r_3$ und $r_1 r_2 R_3 \times$ $\times r_1 r_2 R_3$ nur je einmal auf 64 eintreffen, und da man nicht voraussehen kann, welche Parzellen diese homozygoten Verbindungen repräsentieren, können die aus diesen Verbindungen hervorgehenden Parzellen noch weniger als die im Verhältniss 3 : 1 spaltenden zum Vergleich der Einheiten dienen.

Es kann also über die äusserlich sichtbaren besonderen Resultate der Wirkung der Einheiten nicht viel bestimmtes gesagt werden. Die genannten Beobachtungen sowohl über die konstant roten Parzellen wie über die im Verhältnisse 3 : 1 spaltenden zeigen jedoch, dass wenigstens zwei von den Einheiten eine etwas blässer rote Farbe als die der roten Vatersorte bewirken.

Mit Sicherheit kann behauptet werden, dass die Differenzen in der äusserlich sichtbaren Wirkung der verschiedenen Einheiten für die rote Kornfarbe ganz unbeträchtlich sind, und dass jedenfalls nicht von einer qualitativen Verschiedenheit derselben die Rede sein kann, ebenso wenig wie bei der schwarzen Spelzenfarbe des Hafers oder bei der Ährenfarbe des Weizens. Die Einheiten bewirken nur etwas verschieden tiefe rote Farbe, nichts mehr. Auch hier zeigt sich also, dass ungefähr dieselbe äussere Eigenschaft der Wirkung verschiedener, ganz selbständiger Einheiten zuzuschreiben sein kann. Mit solchen Fällen vor den Augen muss man immer mehr zu der in der Einleitung S. 11 ausgesprochenen Auffassung gelangen, dass an dem Aufbau der Formen sehr viele selbständige Einheiten sich beteiligen. Es scheint jedoch unzweifelhaft zu sein — nicht nur nach diesen über die Kornfarbe gemachten Beobachtungen, sondern auch nach den Untersuchungen über Ährenfarbe des Weizens, Spelzenfarbe des Hafers, Rispentypus des Hafers (vrgl. unten) — dass es stärker und schwächer wirkende Einheiten giebt. Wenn die Einheiten durch Mutation entstehen, wird wohl das Entstehen stärker wirkender Einheiten s. g. diskontinuierliche Mutationen, das Entstehen schwächer wirkender Einheiten dagegen geringfügigere, für unsere Auffassung kaum oder gar nicht diskontinuierlich erscheinende Mutationen bezeichnen. Besonders hervorzuheben ist, dass die Einheiten ganz offenbar in derselben Weise mendeln, sei es dass sie in ihrer Wirkung stärker oder schwächer sind. In beiden Fällen werden die Merkmalspaare durch Vorhandensein und Fehlen je einer Einheit gebildet.

Die Theorie, dass das Mendeln stets eine Aufteilung in solche Gameten bezeichnet, die die Einheit besitzen, und solche, die dieselbe nicht besitzen, kann natürlich unter solchen Umständen nur immer fester begründet werden. Durch diese Theorie können auch die anfangs unverständlichen Zahlenverhältnisse der hier erörterten Kreuzung vollkommen erklärt werden. Es ist auch einleuchtend, dass man, je grösser die Anzahl der Einheiten ist, die durch das Anwesenheits- und Abwesenheitsprinzip festgestellt werden kann, desto mehr zur Annahme der Allgemeingültigket dieses Spaltungsprinzips geführt werden muss.

Die Annahme, dass das Mendeln nur für diskontinuierlich getrennte Merkmale in Geltung sein, oder dass es eine kontinuierliche erbliche Variation geben sollte, für welche das Mendeln nicht gelte, muss stark bezweifelt werden; wenn aber eine Eigenschaft wie die rote Kornfarbe von mehreren Einheiten bedingt ist, kann durch verschiedene Kombinationen der Einheiten eine völlig kontinuierliche erbliche (d. h. von der von äusseren Einflüssen abhängigen kontinuierlichen Fluktuation durchaus verschiedene) Variation der betreffenden Eigenschaft zustande kommen. Bei Kreuzung zweier verschiedenen erblichen Abstufungen einer Eigenschaft werden dann allerdings verwickelte Spaltungsverhältnisse zustande kommen können, die sich mit dem Mendeln zunächst nicht in Einklang bringen lassen; daraus ist jedoch gewiss nicht ohne weiteres der Schluss zu ziehen, dass das Mendeln in solchen Fällen überhaupt nicht bestehe.

Da die drei Einheiten für die rote Kornfarbe nur verschiedene und zwar sehr geringfügige Abstufungen derselben Eigenschaft bezeichnen, ist es ja leicht denkbar, dass sie schon durch ihre sieben möglichen homozygoten Verbindungen eine völlig kontinuierliche erbliche Variabilität der bezüglichen Eigenschaft herbeiführen können. Es liegt deshalb nahe anzunehmen, dass die kontinuierliche erbliche Variation auch bei anderen Eigenschaften, oder die quantitative Variation überhaupt, auf sozusagen kaleidoskopartigen Gruppierungen einer relativ (d. h. im Verhältniss zu den zahlreichen erblichen Abstufungen) kleinen, aber absolut vielleicht ziemlich beträchtlichen Anzahl von Einheiten beruht. Sowohl für die theoretische Vererbungslehre als auch für das praktische Züchtungsstreben ist eine nähere Erforschung dieser Frage von grosser Bedeutung. Den geeigneten Ausgangspunkt bieten hierbei die Untersuchungen über Farbendifferenzen, wo noch (sobald Diskontinuität insoweit vorhanden ist, dass sie stets eine sichere Unterscheidung der Farben, z. B. schwarz und weiss oder rot und weiss, gestattet) durch Zahlenverhältnisse exakt festgestellt werden kann, ob eine Eigenschaft aus mehreren selbständigen Einheiten besteht, auch wenn diese Einheiten qualitativ nicht unterscheidbar sind.

Ein zweites Beispiel, wo die rote Kornfarbe des Weizens von mehr als einer Einheit bedingt sein dürfte, bietet die Kreuzung *0501, Grenadier, rot* × *0704 weiss*. F_1 war wie gewöhnlich rotkörnig, F_2 zeigte von 56 Individuen nur 1 weisskörniges. Höchst wahrscheinlich ist auch hier die trihybride Spaltung 63 : 1 vor-

handen, obwohl, da die F_3 dieser Kreuzung noch nicht untersucht worden ist, vorläufig nichts näheres darüber gesagt werden kann. [1])

Es bleibt noch übrig zu untersuchen, ob die Sorten 0501 und Schwed. Sammetweizen bei Kreuzung mit anderen weisskörnigen Sorten sich immer auf dieselbe Weise verhalten, und auch welches Resultat andere rotkörnige Sorten bei Kreuzung mit z. B. 0315 ergeben. Eine Antwort auf diese Fragen werden zum Teil schon die jetzt wachsenden Versuche des Jahres 1909 geben können. Es ist nicht unbedingt zu erwarten, dass z. B. die Sorte 0501 sich immer gleich verhalten werde, denn die Möglichkeit besteht, dass diese Sorte in Bezug auf die Zahl der Einheiten für die rote Kornfarbe nicht völlig konstant ist (s. u. Note 1).

Interessant ist, dass das Vorhandensein mehrerer Kornfarbeneinheiten bei gewissen Sorten sich auch auf eine ganz andere Weise geltend macht. Es hat sich nämlich während der monatelangen Regenperiode in der Erntezeit des Jahres 1908 deutlich gezeigt, dass alle die angebauten weisskörnigen (»albinotischen») Weizensorten, unter denen eben die zu Kreuzungen benutzten Sorten 0315 und 0705 sich befanden, von der schlechten Witterung entschieden am meisten geschädigt wurden, indem bei ihnen etwa 8—40 % der Körner in den auf den Feldern aufgestellten Hocken keimten, während bei den rotkörnigen Sorten gar keine Körner oder nur bis etwa 8 % keimten. [2]) Das Pigment der Samenschale scheint also das Korn vor vorzeitiger, unzweckmässiger Keimung in der Luft zu schützen. Es zeigte sich nun ferner bei mehreren übereinstimmenden Beobachtungen, auch an verschiedenen Örtlichkeiten, dass gerade die Sorte 0501, bei der drei Pigmenteinheiten vorhanden sein dürften besonders resistent gegen die Luftkeimung war, indem fast gar keine Körner (etwa 0.1 %) keimten, während bei der Sorte 0203, welche, nach dem Ergebniss ihrer Kreuzung mit der Sorte 0705 zu schliessen (s. S. 67), nur eine Pigmenteinheit besitzt, 6 % der Körner durch Keimung zerstört wurden. Eine aus Kreuzung 0501 × 0203 gezüchtete Sorte 0290 zeigte sich intermediär (mit 1.6 % gekeimten

[1]) Bemerkenswert ist nebenbei gesagt, dass bei der Sorte 0501, welche aus derselben alten Weizenrasse (Squarehead) wie die drei Sorten 0203, 0235 und 0401 isoliert worden ist, die rote Kornfarbe von drei Einheiten bedingt ist, während bei den drei übrigen nur eine Kornfarbeneinheit vorhanden ist. Ein solcher Fall illustriert das in der Einleitung (S. 14) über Pedigreesorten Gesagte. Kreuzungen, die nicht zwischen nach einzelnen Pflanzen gezüchteten Pedigreesorten oder »reinen Linien», sondern zwischen alten, nicht sicher als ganz gleichförmig festgestellten Rassen gemacht werden, können verschiedenes Resultat ergeben, je nachdem verschiedene Formen (Kombinationen) mit einander gekreuzt werden. Es ist aber doch auch nicht sicher zu erwarten, dass Kreuzungen zwischen reinen Linien immer dasselbe Resultat ergeben werden, denn es ist ja unmöglich, im voraus zu sagen, ob eine reine Linie, mit Hinsicht z. B. auf die Zahl der roten Einheiten, konstant ist. Es sind eben nur die Kreuzungen, die das zeigen können. Die zur Bestäubung gelangten Pollenkörner des Schwed. Sammetweizens dürften jedoch alle wenigstens drei Einheiten für die rote Farbe enthalten haben.

[2]) Näheres darüber in meinem Aufsatz: Olika hösthvetesorters förhållande under höstens svåra bergningsväder. Tidskrift för Landtmän 1908, p. 863.

Körnern); es wird von Interesse sein durch Kreuzung zu ermitteln, ob vielleicht diese Kreuzungssorte die Kombination mit 2 Einheiten darstellt.

Es ist wohl auch in der Tat kaum zu bezweifeln, dass das Pigment der Samenschale in der Natur eine bestimmte Rolle spielt. Der Auffassung albinotischer Formen als im allgemeinen schwächlicherer Organismen kann man wohl freilich nicht ohne weiteres beistimmen, aber dass sie unter gewissen Verhältnissen unvorteilhafter gestellt sind als die pigmentierten, scheint durch die genannten Beobachtungen ziemlich sicher festgestellt. Spielt aber das Pigment eine nützliche Rolle, dann ist es nicht sonderbar, dass Formen mit mehreren Pigmenteinheiten den ungünstigen Witterungsverhältnissen besser widerstehen als die Formen mit nur einer Pigmenteinheit. Durch Kreuzung von Formen mit verschiedenen Pigmenteinheiten können die Einheiten bei gewissen Nachkommen der Bastarde angehäuft werden. Z. B. aus zwei Formen, die nur je eine Pigmenteinheit besitzen, $R_1\, r_2$ und $r_1\, R_2$, kann eine neue Kombination hervorgehen, die beide Einheiten besitzt, $R_1\, R_2$. Durch eine solche Anhäufung von Einheiten mittelst Kreuzung kann somit eine tatsächliche Anpassung bewirkt werden.

B. **Das Ligulamerkmal beim Hafer.**

Unter den sehr zahlreichen Hafersorten ist mir nur eine bekannt, bei welcher die Ligula fehlt. Es ist dies die gelbspelzige Fahnenhafersorte Jaune géant à grappes, von welcher eine Pedigreesorte 0101 in Svalöf gezogen worden ist. Diese Sorte 0101 ist mit mehreren ligulatragenden Sorten gekreuzt worden. Die F_1-Individuen besassen sämtlich Ligula; also dominiert, oder wenigstens prävaliert, Vorkommen von Ligula über Fehlen von Ligula. Die Spaltung in F_2 (1902) ergab folgende Resultate:

0101 × 0202,	198	Individ.	mit	Ligula,	49	Individ.	ohne	L. =	4	mit	L. :	1 ohne L.
0101 × 0353,	152	»	»	»	8	»	»	» =	19	»	»	1 » »
0401 × 0101,	220	»	»	»	5	»	»	» =	44	»	»	1 » »
0700 × 0101,	212	»	»	»	3	»	»	» =	71	»	»	1 » »
0101 × 0950,	547	»	»	»	2	»	»	» =	274	»	»	1 » »

Es fällt sofort auf, dass nur die erste Kreuzung das gewöhnliche monohybride Verhältniss 3 : 1 zeigt; bei sämtlichen übrigen Kreuzungen treten dagegen die ligulalosen Individuen in viel zu geringer Zahl auf.

Die Kreuzung *0101 × 0353* wurde in F_3 vollständig verfolgt, indem die Samen sämtlicher 160 Individuen auf ebenso vielen verschiedenen Parzellen ausgesät wurden, damit die Nachkommenschaft jeder einzelnen Pflanze untersucht werden könnte.

Es zeigte sich nun, wie auch zu erwarten war, bei einem Teil der Parzellen deutlich die monohybride Spaltung 3 : 1, während andere Parzellen die F_2-Spaltung offenbar wiederholten. Schon auf Grund des Spaltungsverhältnisses in F_2, 19 : 1, konnte die Annahme gemacht werden, dass das Vorkommen von Ligula bei der Sorte 0353 von zwei unabhängigen Einheiten bedingt sei, die jede für sich mit dem Fehlen von Ligula ein Merkmalspaar bilden. Diese Annahme wird durch die genannte Spaltungsweise in F_3 durchaus bestätigt. Ebenso wie in jenem Falle, wo die schwarze Spelzenfarbe aus zwei Elementareigenschaften bestand, die F_3-Parzellen ebenso oft im monohybriden Verhältnisse 3 : 1 wie im dihybriden Verhältnisse 15 : 1 spalteten (vrgl. S. 32), muss es auch hier sein. Wir müssen erwarten, dass die zwei Spaltungsweisen dieselbe Anzahl von Parzellen umfassen werden.

Leider sind Lücken in der Parzellenreihe entstanden. Die Untersuchung über das Verhalten des Ligulamerkmales konnte nämlich nicht sofort nach der Ernte gemacht werden, und ein Teil des Pflanzenmateriales der Parzellen wurde unterdessen zerstört, so dass von den 160 Parzellen der F_3 nur 129 in Bezug auf Ligula untersucht wurden. Dazu kam noch, dass die Pflanzen beim Herausziehen aus der Erde bei dem schlechten Erntewetter des Jahres 1903 etwas zerrissen wurden, weshalb auch die Zahlen der Individuen mit und ohne Ligula als nur annähernd zuverlässig zu betrachten sind. Trotzdem hat das Material, sowohl infolge der ziemlich grossen Zahl von Parzellen als auch und besonders infolge der Verbindung des Vorkommens von Ligula mit einem bestimmten Rispentypus (vrgl. näheres unten), das Verhalten dieser Kreuzung sehr gut aufklären können. Das Verhalten des Ligulamerkmales bei den untersuchten 129 F_3-Parzellen geht aus der Tabelle auf den folgenden Seiten hervor, die auch das Verhalten des Rispentypus in Bezug auf Konstanz oder Spaltung bei sämtlichen 160 F_3-Parzellen angiebt.

Die 6 untersuchten ligulalosen F_2-Individuen haben natürlich sämtlich Nachkommen derselben Art ergeben, d. h. sie sind konstant ligulalos geblieben, so wie die Muttersorte 0101. Bei einem grossen Teil (59) der Parzellen waren umgekehrt sämtliche Individuen mit Ligula versehen. Von den 129 Parzellen sind also 65, oder genau die Hälfte, konstant (mit oder ohne Ligula), ganz so wie es sein muss, wenn das Ligulamerkmal von zwei Einheiten bedingt ist, die jede für sich Ligula hervorbringen (5 von diesen 65 Parzellen, mit nur geringer Pflanzenzahl, dürften doch in Wirklichkeit zu den im Verhältnisse 15 : 1 spaltenden Parzellen gehören, vrgl. gleich unten und S. 82). Von den übrigen 64 Parzellen zeigen die meisten (40) mehr oder weniger deutlich die monohybride Spaltung 3 : 1, nur ein geringerer Teil (24, mit Spaltung 10 : 1 bis 39 : 1) scheint die dihybride Spaltung 15 : 1 zu repräsentieren; nach dem dihybriden Schema sollen aber die beiden Spaltungsweisen in F_3 in gleicher Zahl vorkommen. Es ist jedoch zu bemerken, dass von den konstant ligulatragenden Parzellen nicht weniger als 14 eine so geringe Individuenzahl wie 16—25 haben; vermutlich gehören einige von diesen 14 Parzellen in Wirklichkeit zu den im Verhältnisse 15 : 1 spaltenden. Diese Vermutung ist durch Beobachtungen über die Spaltung des Rispentypus bestätigt worden.

N:r der F_3-Parzellen	Charakter der Mutterpflanze aus F_2		Zahl von Individuen in den F_3-Parzellen		Anzahl von Individuen *mit* Ligula auf 1 *ohne* Ligula	Rispentypus der F_3-Parzellen konstant allseitwendig = *a* » einseitwendig = *e* spaltend allseit- — einseitwendig = ×
	mit oder ohne Ligula	Rispentypus	mit Ligula	ohne Ligula		
1	mit	Fahne	58	16	3.6	×
2	»	»	60	22	2.7	*e*
3	ohne	»	0	59	—	*e*
4	mit	»	38	13	2.9	*e*
5	»	»	76	34	2.2	*e*
6	»	»	85	22	3.9	*e*
7	»	»	125	46	2.7	*e*
8	»	»	40	13	3.1	×
9	»	»	11	2	5.5	×
10	»	»	35	1	35.0	×
11	»	»	—	—	—	*e*
12	»	»	—	—	—	×
13	»	»	—	—	—	*e*
14	»	»	—	—	—	*e*
15	»	»	—	—	—	×
16	»	»	—	—	—	×
17	»	»	—	—	—	*e*
18	»	»	—	—	—	×
19	»	»	—	—	—	*e*
20	»	»	—	—	—	×
21	»	»	—	—	—	*e*
22	»	»	—	—	—	*e*
23	ohne	»	—	—	—	*e*
24	»	»	—	—	—	×
25	mit	»	—	—	—	×
26	»	»	—	—	—	×
27	»	»	—	—	—	×
28	»	»	—	—	—	×
29	»	»	—	—	—	×
30	»	»	—	—	—	×
31	»	»	23	9	2.6	*e*
32	»	»	36	0	—	*a*
33	»	»	26	0	—	×
34	»	»	33	15	2.2	*e*
35	»	»	36	10	3.6	×
36	»	»	85	6	14.2	*e*
37	»	»	18	6	3.0	*e*
38	»	»	18	6	3.0	×
39	»	»	33	13	2.5	×
40	»	»	19	5	3.8	×
41	»	»	26	0	—	×
42	»	»	15	1	15.0	*e*
43	»	»	12	4	3.0	×
44	»	»	22	7	3.1	*e*
45	ohne	»	0	41	—	*e*
46	»	»	0	27	—	*e*
47	»	»	0	30	—	*e*
48	»	»	0	54	—	*e*
49	mit	Fahne	37	19	1.9	×
50	»	»	51	4	12.8	×
51	»	»	16	10	1.6	*e*
52	»	»	70	0	—	×
53	»	»	39	9	4.3	*e*
54	»	»	20	8	2.5	×
55	»	»	52	10	5.2	*e*
56	»	»	113	5	22.6	×
57	»	»	12	7	1.7	×
58	»	»	5	3	1.7	*e*
59	»	»	16	0	—	×
60	»	»	27	0	—	×
61	»	»	72	0	—	*a*
62	»	»	39	10	3.9	×
63	»	»	37	18	2.1	×
64	»	»	41	17	2.4	×
65	»	»	5	4	1.3	*e*
66	»	»	56	3	18.7	×
67	»	»	25	1	25.0	×
68	»	»	23	8	2.9	×
69	»	»	4	2	2.0	×
70	»	»	17	6	2.8	*e*
71	»	»	19	6	3.2	×
72	»	»	9	2	4.5	*e*
73	»	»	6	2	3.0	×
74	»	»	21	0	—	*e*
75	ohne	»	0	35	—	*e*
76	mit	intermediär	50	0	—	×
77	»	»	17	6	2.8	*e*
78	»	»	—	—	—	*a*
79	»	»	18	0	—	*a*
80	»	»	30	3	10.0	×
81	»	»	39	4	9.8	×
82	»	»	—	—	—	×
83	»	»	16	0	—	*e*
84	»	»	—	—	—	×
85	»	»	62	0	—	×
86	»	»	136	0	—	×
87	»	»	71	0	—	×
88	»	»	100	6	16.7	*a*
89	»	»	82	8	10.3	×
90	»	»	35	0	—	*a*
91	»	»	—	—	—	×
92	»	»	86	0	—	×
93	»	»	—	—	—	×
94	»	»	26	1	26.0	×
95	»	»	18	0	—	×

Nr der F_3-Parzellen	Charakter der Mutterpflanze aus F_2		Zahl von Individuen in den F_3-Parzellen		Anzahl von Individuen *mit* Ligula auf 1 *ohne* Ligula	Rispentypus der F_3-Parzellen konstant allseitwendig = *a* „ einseitwendig = *e* spaltend allseit- — einseitwendig = ×
	mit oder ohne Ligula	Rispentypus	mit Ligula	ohne Ligula		
96	mit	intermediär	27	0	—	×
97	»	»	37	0	—	*a*
98	»	»	46	0	—	*a*
99	»	»	40	0	—	*a*
100	»	»	50	0	—	*a*
101	»	»	87	0	—	*a*
102	»	»	28	0	—	*a*
103	»	»	86	0	—	*a*
104	»	»	26	0	—	*a*
105	»	»	—	—	—	*a*
106	»	»	31	1	31.0	×
107	»	»	32	5	6.4	*a*
108	»	»	44	0	—	*a*
109	»	»	34	0	—	*a*
110	»	»	30	4	7.5	*a*
111	»	»	29	0	—	*a*
112	»	»	27	0	—	*a*
113	»	»	25	0	—	*a*
114	»	»	39	2	19.5	*a*
115	»	»	—	—	—	*a*
116	»	»	30	8	3.8	*a*
117	»	»	22	0	—	*a*
118	»	»	67	6	11.2	*a*
119	»	»	116	4	29.0	*a*
120	»	»	62	4	15.5	*a*
121	»	»	23	1	23.0	*a*
122	»	»	36	8	4.5	*a*
123	»	»	44	0	—	*a*
124	»	»	64	4	16.0	*a*
125	»	»	22	6	3.7	*a*
126	»	»	33	2	16.5	*a*
127	»	»	23	0	—	*a*
128	»	»	31	0	—	*a*
129	mit	Rispe	107	4	26.8	×
130	»	»	38	0	—	*a*
131	»	»	—	—	—	*a*
132	»	»	68	0	—	*a*
133	»	»	66	0	—	*a*
134	»	»	43	0	—	*a*
135	»	»	30	3	10.0	×
136	»	»	41	2	20.5	×
137	»	»	27	0	—	*a*
138	»	»	49	0	—	*a*
139	»	»	44	0	—	*a*
140	»	»	22	0	—	×
141	»	»	20	0	—	*a*
142	»	»	57	0	—	*a*
143	»	»	64	0	—	*a*
144	»	»	18	0	—	*a*
145	»	»	73	0	—	*a*
146	»	»	60	0	—	*a*
147	»	»	73	0	—	*a*
148	»	»	32	0	—	*a*
149	»	»	39	1	39.0	×
150	»	»	17	0	—	*a*
151	»	»	—	—	—	*a*
152	»	»	32	0	—	*a*
153	»	»	17	0	—	*a*
154	»	»	24	0	—	*a*
155	»	»	32	0	—	*a*
156	»	»	68	0	—	*a*
157	»	»	56	0	—	*a*
158	»	»	60	0	—	*a*
159	»	»	—	—	—	*a*
160	»	»				*a*

Es hat sich nämlich durch die Untersuchung dieser Kreuzung als sicher herausgestellt, dass das Vorkommen von Ligula in einem bestimmten Zusammenhange mit dem Rispentypus steht. Es fiel nämlich sofort auf, dass die konstant ligulalosen Parzellen sämtlich den Fahnentypus besassen. Umgekehrt zeigte sich beim genauen Vergleich der auf dem Felde gemachten Annotationen über den Rispentypus mit den Ligulauntersuchungen, dass alle diejenigen Parzellen, welche den allseitwendig ausgebreiteten Rispentypus bei sämtlichen Individuen zeigten, ohne Ausnahme auch konstant mit

Ligula versehen waren, wie aus der Tabelle näher zu ersehen ist. Der allseitwendige Rispentypus ist also unbedingt von Ligulaentwickelung begleitet, oder m. a. W., Fehlen von Ligula kann nicht mit dem allseitwendig ausgebreiteten Rispentypus, sondern nur mit dem Fahnentypus vereinigt sein. Hier ist also eine Art von Korrelation vorhanden. Richtiger können wir aber die Sache so ausdrücken, dass dieselbe Einheit, welche den allseitwendigen Rispentypus bedingt, zugleich Entwicklung von Ligula ermöglicht.[1]) Wenn aber auch Fehlen von Ligula nur mit Fahnentypus verbunden sein kann, so folgt daraus nicht, dass Fahnentypus mit Fehlen von Ligula verbunden sein muss. Die Untersuchung der F_2-Individuen lehrte auch gleich, dass die meisten Individuen vom Fahnentypus mit Ligula versehen waren (vrgl. die Tabelle).

Die vergleichende Untersuchung hat jedoch gelehrt, dass beide Einheiten, welche jede für sich das Vorkommen von Ligula bedingen, den Rispentypus modifizieren, aber nicht im gleichen Grade. Die eine Einheit vermag für sich allein einen völlig allseitwendigen Rispentypus und eine ziemlich stark ausstehende Stellung der Rispenäste zustande zu bringen (wenn auch die Sorte 0353 noch stärker abstehende Rispenäste zeigt); die zweite Einheit ist dagegen in dieser Hinsicht in ihrer Wirkung entschieden schwächer, indem sie zwar ziemlich ausstehende Rispenäste herbeiführt, aber die Einseitwendigkeit nicht, oder nur in geringem Grade, aufzuheben vermag. Diese Erkenntniss der verschiedenen Wirkung der beiden Einheiten ging aus der vergleichenden Untersuchung der 40 im Verhältnisse 3 mit Ligula : 1 ohne Ligula spaltenden Parzellen mit Bezug auf die Spaltung des Rispentypus hervor. Es zeigte sich nämlich, dass diese in Bezug auf Ligula monohybrid spaltenden Parzellen, wo natürlich nur je eine der Einheiten vorhanden sein kann, hinsichtlich der Rispentypusspaltung in zwei gut unterscheidbare Gruppen aufgeteilt werden konnten, von denen jede Gruppe 20 Parzellen umfasste. Da das Fehlen von Ligula den Fahnentypus bewirkt, ist es offenbar, dass die Individuen mit echtem Fahnentypus bei sämtlichen 40 Parzellen der beiden Gruppen wenigstens ebenso zahlreich sein wie die ligulalosen Individuen, d. h. ein Viertel der ganzen Individuenzahl jeder Parzelle betragen müssen. Dazu kommt aber noch, dass die Heterozygoten Fahne × Rispe zwar intermediär sind, aber doch mehr oder weniger zum Fahnentypus hinneigen, weshalb auch die Individuen mit Fahnencharakter in allen Parzellen überwiegen. In der einen Gruppe kamen aber nur oder fast nur Fahnentypen vor, obwohl diese zum Teil entschieden lockerer als bei der Sorte 0101 waren. In der anderen Gruppe überwogen allerdings auch reine Fahnentypen und intermediäre Typen, aber hier kamen auch rein allseitwendige Rispentypen in grosser Zahl vor (die letzteren im allgemeinen etwa $^1/_4$ der ganzen Individuenanzahl). Bei dieser Gruppe ist also die stärker wirkende Einheit vorhanden, welche für sich allein eine Rispe mit völlig allseitwendig ausstehenden

[1]) Denn es liegt am nächsten anzunehmen, dass das Vorkommen von Ligula das Vorhandensein der Einheit, also das positive Glied des Merkmalspaares, bezeichnet.

		F_2-Individuen	F_3-Parzellen
1.	$L_1 L_2 \times L_1 L_2$	mit Ligula; Rispe allseitwend. ausgebreitet	konstant mit Ligula; konstant allseitwend. ausgebreit. Rispe
2.	» $\times L_1 l_2$	» » » » »	» » » » » ausgebreit. Rispe
3.	» $\times l_1 L_2$	» » » intermediär zw. L_1- und L_2-Rispe	» » » Spaltung allseitw. ausgebreit. Rispe—L_2-Rispe
4.	» $\times l_1 l_2$	» » » » zw. Rispe und Fahne	Spaltung 15 mit L. : 1 ohne L.; Spaltung allseitw. ausgebreit. Rispe—Fahne
5.	$L_1 l_2 \times L_1 L_2$	» » » allseitwend. ausgebreitet	konstant mit Ligula; konstant allseitwend. ausgebreit. Rispe
6.	» $\times L_1 l_2$	» » » » »	» » » » » ausgebreit. Rispe
7.	» $\times l_1 L_2$	» » » intermediär zw. Rispe und Fahne	Spaltung 15 mit L. : 1 ohne L.; Spaltung allseitw. ausgebreit. Rispe—Fahne
8.	» $\times l_1 l_2$	» » » » » » » »	» 3 » » 1 ohne L.; Spaltung allseitw. ausgebreit. Rispe—Fahne
9.	$l_1 L_2 \times L_1 L_2$	» » » » zw. L_1- und L_2-Rispe	konstant mit Ligula; Spaltung allseitw. ausgebreit. Rispe—L_2-Rispe
10.	» $\times L_1 l_2$	» » » » zw. Rispe und Fahne	Spaltung 15 mit L. : 1 ohne L.; Spaltung allseitw. ausgebreit. Rispe—Fahne
11.	» $\times l_1 L_2$	» » » L_2-Rispe	konstant mit Ligula; konstant L_2-Rispe
12.	» $\times l_1 l_2$	» » » intermediär zw. L_2-Rispe und Fahne	Spaltung 3 mit L. : 1 ohne L.; Spaltung L_2-Rispe —Fahne
13.	$l_1 l_2 \times L_1 L_2$	» » » » zw. Rispe und Fahne	» 15 » » 1 » » ; » allseitw. ausgebreit. Rispe—Fahne
14.	» $\times L_1 l_2$	» » » » » » » »	» 3 » » 1 ohne L.; Spaltung allseitw. ausgebreit. Rispe—Fahne
15.	» $\times l_1 L_2$	» » » » zw. L_2-Rispe und Fahne	» 3 » » 1 ohne L.; Spaltung L_2-Rispe —Fahne
16.	» $\times l_1 l_2$	ohne Ligula; einseitwendige zusammengezogene Fahne	konstant ohne Ligula; konstant einseitwend. Fahne

Ästen (ungefähr vom Mittelcharakter des s. g. »Steifrispenhafers»[1])) zu bewirken vermag. Wenn wir diese Einheit L_1, jene schwächer wirkende, die nur einen lockeren Fahnentypus zu bewirken vermag, L_2 benennen, und wenn jede Einheit mit ihrem Fehlen (l_1 bezw. l_2) ein Merkmalspaar bildet, dann gebührt dieser Kreuzung die Bezeichnung $l_1 l_2 \times L_1 L_2$. Die viererlei Gameten $L_1 L_2$, $L_1 l_2$, $l_1 L_2$ und $l_1 l_2$ können wie gewöhnlich in 16 verschiedenen Weisen zusammentreffen; das Resultat in Bezug auf den Charakter der F_2-Pflanzen und die Konstanz oder Spaltung der F_3-Parzellen geht aus der Übersicht auf der vorigen Seite hervor.

Dass in F_2 15 Individuen mit Ligula auf 1 ohne Ligula vorkommen, ist ja selbstverständlich, da beide Einheiten imstande sind, Ligula hervorzubringen, und unabhängig von einander spalten, und da auch die Heterozygoten $L_1 \times l_1$ und $L_2 \times l_2$ die Ligula erscheinen lassen. Dagegen sollen wir von 16 F_2-Individuen, weil nur die Einheit L_1 den allseitwendig ausgebreiteten Rispentypus hervorbringen kann, und die Heterozygoten $L_1 \times l_1$ intermediär zwischen Fahne und Rispe sind, nur 4 Individuen mit dem genannten allseitwendigen Rispentypus bekommen (die Individuen aus den 4 Verbindungen 1, 2, 5, 6 auf der vorigen Seite, welche L_1 in beiden Gameten enthalten), und diese Individuen müssen in F_3 lauter Nachkommen von demselben Rispentypus ergeben. Die Klassifizierung der 160 F_2-Individuen im Jahre 1902 ergab, wie die Tabelle S. 77—78 zeigt, 32 Individuen mit diesem Rispentypus (N:r 129—160), aber unter den als intermediär bezeichneten Individuen, die auch solche mit mässig zusammengezogener Rispe umfassten, sind 7 nach ihrem Verhalten in F_3 auch hierher zu rechnen[2]); ausserdem gehören noch 2 andere hierher (N:r 33 und 61), die also irrtümlich der Fahnengruppe zugeteilt worden waren. Umgekehrt zeigen aber 5 von den 32 Individuen Spaltung in F_3. Im Ganzen können wir also von den sämtlichen 160 F_2-Individuen 36 Individuen, oder annähernd $^1/_4$ der ganzen Individuenzahl der F_2, mit allseitwendig ausgebreiteter Rispe zählen. Die empirisch gefundene Zahl dieser Gruppe stimmt also mit der theoretisch erwarteten ziemlich gut überein. Dass diese sämtlichen Individuen Ligula tragen und auch lauter ligulatragende Nachkommen erzeugen müssen, und dass sie dies in Wirklichkeit auch tun, ist schon oben S. 78—79 bemerkt. Von den in F_3 in Bezug auf Ligula untersuchten 129 Parzellen gehören, wie die Tabelle zeigt, 31, d. h. auch ein Viertel, zu dieser Gruppe mit Ligula und konstant allseitwendig ausgebreitetem Rispentypus (Gruppe 1). Es gehören hierher u. a. die Parzellen mit konstanter L_1-Rispe (aus $L_1 l_2 \times L_1 l_2$) und diejenigen mit konstanter $L_1 + L_2$-Rispe (aus $L_1 L_2 \times L_1 L_2$). Diese Parzellen konnten jedoch von den anderen Parzellen mit konstant allseitwendig ausgebreiteter Rispe (aus $L_1 L_2 \times L_1 l_2$ und $L_1 l_2 \times L_1 L_2$) nicht sicher unterschieden werden und wurden deshalb mit denselben zu einer Gruppe vereinigt.

Aber neben dieser Gruppe giebt es, wie die Tabelle S. 77—78 zeigt, eine zweite (Gruppe 2), deren Individuen zwar auch in Bezug auf Ligula in F_3 konstant blieben,

[1]) vrgl. Fruwirth, Die Züchtung landwirtsch. Kulturpfl. IV, 1907, p. 299.

[2]) Die Klassifizierung der Rispentypen in F_2 war, besonders bei schwächeren Individuen, schwierig auszuführen.

aber dagegen deutliche Spaltung des Rispentypus ergaben, indem neben überwiegend allseitwendig ausgebreiteten — mässig zusammengezogenen Rispentypen auch zum geringen Teil einseitwendige aber lockere Fahnentypen vorkamen. Es sind dies die 18 Parzellen N:r 41, 52, 60, 76, 85, 86, 92, 97, 98, 100, 101, 102, 103, 109, 112, 123, 127, 128. Diese Parzellen repräsentieren offenbar die zwei Verbindungen 3 und 9 S. 80 ($L_1 L_2 \times l_1 L_2$ und $l_1 L_2 \times L_1 L_2$). Hier besitzen beide Gameten die Einheit L_2, und völlig echte Fahnentypen können deshalb hier nicht zum Vorschein kommen. Die Spaltung muss offenbar innerhalb der Grenzen des allseitwendigen Typus und des L_2-Typus stattfinden. Diese Gruppe soll 2 Parzellen auf 16 umfassen, d. h. im ganzen 16 Parzellen von den gesamten 129 in Bezug auf Ligula untersuchten. Die Untersuchung ergab 18 Parzellen — also auch hier eine gute Übereinstimmung. Diese sämtlichen Parzellen zeigten eine sehr übereinstimmende, aus den Annotationen leicht erkennbare Spaltung.

Es giebt jedoch einige Parzellen, N:r 59, 95, 96, 113 und 140, mit auch nur ligulatragenden (keinen ligulalosen) Pflanzen, die sich von der Gruppe 2 hauptsächlich durch, wenn auch seltenes, Vorhandensein von echten, zusammengezogenen Fahnentypen unterscheiden. Es sind dies die früher S. 76 erwähnten 5 Parzellen, welche in Wirklichkeit wahrscheinlich zu den im Verhältnisse 15 mit Ligula : 1 ohne Ligula spaltenden (Gruppe 3) gehören. Da diese sämtlichen 5 Parzellen nur wenige Individuen (16—27) umfassen, kann es leicht geschehen, dass die nur einmal auf 16 auftretende Verbindung $l_1 l_2 \times l_1 l_2$ zufällig ausbleibt. Sind ja doch tatsächlich mehrere Parzellen vorhanden, die auf 30—32 Individuen nur 1 ligulaloses aufweisen. Nun könnte vielleicht die Einwendung gemacht werden, dass, wenn keine ligulalosen Individuen vorhanden sind, es auch keine Individuen mit echtem Fahnentypus geben könne, denn nur wenn beide Einheiten fehlen, sollte der echte Fahnentypus entstehen. Es ist aber zu bemerken, dass die Heterozygoten L_2-Rispe × Fahne ($l_1 L_2 \times l_1 l_2$ und $l_1 l_2 \times l_1 L_2$), da die L_2-Rispe relativ wenig vom echten Fahnentypus verschieden ist, den homozygoten Fahnenindividuen sehr ähnlich sein müssen und von diesen nur durch das Vorkommen von Ligula unterschieden werden können. Gerade diese heterozygoten (ligulatragenden) Individuen sind es also, welche die Fahnentypen der genannten 5 Parzellen darstellen und zu der Annahme Anlass geben, dass diese Parzellen in Wirklichkeit nicht den konstant ligulatragenden, sondern den im Verhältniss 15 mit Ligula : 1 ohne Ligula spaltenden zugehören. Unter dieser Voraussetzung würde die Parzellenzahl dieser Gruppe statt 24 in Wirklichkeit 29 werden und dann auch der theoretisch erwarteten Zahl (32) sehr nahe kommen. Die Spaltung 15 : 1 trifft ja viermal auf 16 ein, und von den 129 Parzellen sind daher 32 Parzellen mit dieser Spaltung zu erwarten.

Die 24 der Gruppe 3 (mit der Spaltung 15 mit Ligula : 1 ohne Ligula) sicher angehörenden Parzellen sind die folgenden: N:r 10, 36, 42, 50, 56, 66, 67, 80, 81, 88, 89, 94, 106, 114, 118, 119, 120, 121, 124, 126, 129, 135, 136 und 149. Insgesamt liefern diese Parzellen 1309 Individuen mit Ligula, 77 ohne Ligula = 17.0 mit Ligula : 1 ohne Ligula, d. h. ungefähr dasselbe Verhältniss wie in F_2 (vrgl. S. 75).

Die Spaltung des Rispentypus bei den Parzellen der Gruppe 3, welche die Verbindungen 4, 7, 10 und 13 S. 80 repräsentiert, muss auch eine Wiederholung der F_2-Spaltung sein. Es kommen hier alle möglichen Kombinationen von echten Fahnentypen bis zu dem allseitig ausgebreiteten Rispentypus der Vatersorte 0353 vor.

Von den beiden zuerst s. 79 erwähnten, im Verhältnisse 3 mit Ligula : 1 ohne Ligula spaltenden Gruppen mit je 20 Parzellen geht die eine (Gruppe 4) von den Verbindungen $L_1 l_2 \times l_1 l_2$ und $l_1 l_2 \times L_1 l_2$ aus. Theoretisch sind also von den 129 Parzellen $^1/_8 = 16$ dergleichen Parzellen zu erwarten. Die Spaltung des Rispentypus bei dieser Gruppe ist derjenigen bei der vorigen Gruppe sehr ähnlich und nicht sicher davon zu unterscheiden, obwohl die Fahnentypen hier im allgemeinen etwas mehr überwiegen. Die Spaltungsweise des Ligulamerkmales ermöglicht aber hier eine sichere Unterscheidung dieser beiden Gruppen. Zu dieser Gruppe gehören die Parzellen N:r 1, 8, 9, 31, 34, 39, 40, 44, 49, 54, 57, 62, 63, 64, 68, 69, 71, 73, 122 und 125. Zusammen liefern diese 20 Parzellen 535 Individuen mit Ligula, 191 ohne Ligula = 2.8 mit Ligula : 1 ohne Ligula.

Die zweite von den im Verhältnisse 3 mit Ligula : 1 ohne Ligula spaltenden Gruppen (Gruppe 5) mit gleichfalls 20 Parzellen basiert auf den Verbindungen $l_1 L_2 \times l_1 l_2$ und $l_1 l_2 \times l_1 L_2$ und soll also auch 16 von den 129 Parzellen umfassen. Die Spaltung des Rispentypus ist, wie schon S. 79 erörtert, hier eine sehr charakteristische : starkes Überwiegen von echten Fahnentypen und daneben zum geringeren Teil lockere Fahnentypen (nebst vereinzelten allseitwendigen zusammengezogenen Rispentypen; vrgl. unten unter Gruppe 7). Zu dieser Gruppe gehören die Parzellen Nr. 2, 4, 5, 6, 7, 35, 37, 38, 43, 51, 53, 55, 58, 65, 70, 72, 77, 107, 110 und 116. Die ganze Individuenanzahl dieser 20 Parzellen ist: 720 mit Ligula, 230 ohne Ligula = 3.1 mit Ligula : 1 ohne Ligula.

Es sind jetzt ausser den 6 konstant ligulalosen Parzellen nur noch 5 Parzellen übrig, Nr. 32, 74, 83, 99 und 111 (Gruppe 6), welche in Bezug auf den Rispentypus der Gruppe 5 am nächsten stehen, aber infolge Konstanz des Ligulamerkmales mit derselben gar nicht verwechselt werden können. Diese Parzellen repräsentieren offenbar die einzige noch nicht berücksichtigte Verbindung $l_1 L_2 \times l_1 L_2$. Aus eben diesen Parzellen wird also die Wirkung der Einheit L_2 am besten ersichtlich. Diese Parzellen zeigen alle einen fast konstant lockeren Fahnentypus. Die Rispen sind einseitwendig, nur bei einzelnen Pflanzen allseitwendig (s. unten unter Gruppe 7); die Äste spreizen jedoch in etwas verschiedenen Richtungen aus. Ausserdem stehen die Äste nicht aufrecht zusammen, sondern sind mehr oder weniger schief, zum Teil sogar beinahe horizontal gerichtet, wodurch ein lockerer, »aufgelöster» Fahnentypus zustande kommt. Von der Gruppe 5 weichen diese Parzellen ausser durch den konstanten Besitz von Ligula auch dadurch ab, dass keine echten zusammengezogenen Fahnentypen vom Charakter der Elternsorte 0101 hier vorkommen, während dagegen solche bei jener Gruppe überwogen.

Die 6 ligulalosen Parzellen (Gruppe 7) zeigen wie früher gesagt sämtlich den Fahnentypus. Es ist jedoch zu bemerken, dass auch diese Parzellen nicht bei sämt-

lichen Pflanzen einen Rispentypus aufwiesen, der mit demjenigen der Sorte 0101 ganz identisch erschien. Nur eine einzige Parzelle zeigte in ihrer Gesamtheit einen ganz oder fast ganz 0101-ähnlichen Rispentypus. Bei den übrigen dagegen war der Rispentypus wenigstens bei einem Teil der Pflanzen ein bisschen lockerer als bei 0101, oder nicht so stark einseitwendig wie bei dieser Sorte. In letzterem Falle konnten jedoch die Rispenäste durch aufrechte Stellung ganz zusammengezogen sein, wodurch ein »schwach allseitwendiger Fahnentypus» zustande kam.

Ein gewisses ähnliches Hinneigen zum allseitwendigen Rispentypus bei manchen Pflanzen kennzeichnete in höherem oder geringerem Grade auch die übrigen Parzellen mit einseitwendiger Rispe (der Gruppen 5 und 6). Bei den meisten Parzellen dieser beiden Gruppen sind sogar vereinzelte ziemlich zusammengezogene, aber deutlich allseitwendige Rispentypen annotiert worden. In Bezug auf die Konstanz des einseitwendigen Rispentypus bei allen als konstant einseitwendig (*e*) bezeichneten Parzellen in der Tabelle ist also eine gewisse Reservation zu machen. Doch sind die ganz allseitwendigen Typen so selten, dass diese Parzellen stets mit Sicherheit von den Parzellen, wo die Einheit L_1 vorhanden ist, unterschieden werden können.

Die Wirkung der beiden Einheiten L_1 und L_2 hat sich jedenfalls sicher feststellen lassen. Nur scheinen die letzterwähnten Tatsachen zu zeigen, dass es auch andere Einheiten giebt, welche den Rispentypus in geringem Grade beeinflussen, welche aber zu dem Ligulamerkmal in keiner Beziehung stehen. Vielleicht sind jedoch die genannten kleinen Abänderungen des Rispentypus nur als eine Folgeerscheinung des Zusammentretens anderer Eigenschaften zu betrachten und nicht der Wirkung besonderer selbständiger Einheiten zuzuschreiben. Etwas näheres kann darüber gegenwärtig nicht gesagt werden.

Die Zahlenverhältnisse können folgendermassen zusammengefasst werden:

		Theoretisch erwartet		Experimentell gefunden	
$L_1 L_2 \times L_1 L_2$ » $\times L_1 l_2$ $L_1 l_2 \times L_1 L_2$ » $\times L_1 l_2$	Gruppe 1.	32		31	
$L_1 L_2 \times l_1 L_2$ $l_1 L_2 \times L_1 L_2$	Gruppe 2.	16	48	(18)	47
$L_1 L_2 \times l_1 l_2$ $L_1 l_2 \times l_1 L_2$ $l_1 L_2 \times L_1 l_2$ $l_1 l_2 \times L_1 L_2$	Gruppe 3.	32		(29)	
$L_1 l_2 \times l_1 l_2$ $l_1 l_2 \times L_1 l_2$	Gruppe 4.	16		20	
$l_1 L_2 \times l_1 l_2$ $l_1 l_2 \times l_1 L_2$	Gruppe 5.	16		20	
$l_1 L_2 \times l_1 L_2$	Gruppe 6.	8		5	
$l_1 l_2 \times l_1 l_2$	Gruppe 7.	8		6	

Wenn wir nur die Spaltung des Rispentypus berücksichtigen, sollen wir von 16 F_3-Parzellen bekommen:

4 mit konstant allseitwendigem Rispentypus (Gruppe 1),

8 spaltend allseitwendig-einseitwendig (Gruppen 2—4) und

4 mit konstant einseitwendigem Rispentypus (Gruppen 5—7).

Von den sämtlichen 160 F_3-Parzellen zeigen, wie die Tabelle zeigt, 36 einen konstant allseitwendigen Rispentypus, 84 spalten, und 40 weisen den einseitwendigen Rispentypus auf.

Eine bessere Übereinstimmung zwischen den berechneten und den experimentell sicher gefundenen Zahlen kann man wohl kaum verlangen. Die F_3-Analyse hat also eine vollständige Aufklärung über das Verhalten des Ligulamerkmales bei der Sorte 0353 gegeben. Die für das Ligulamerkmal exakt ermittelten Zahlenverhältnisse haben zugleich gestattet, die Spaltungen des Rispentypus, welche man sonst nur mit grosser Schwierigkeit hätte aufklären können, mit den Mendelschen Gesetzen in Einklang zu bringen.

Das Ligulamerkmal der Sorte 0353 wird von zwei Einheiten bedingt, die unabhängig von einander spalten. Die eine Einheit bewirkt zugleich den allseitwendigen, ausgebreiteten Rispentypus, die zweite den lockeren, aufgelösten Fahnentypus, während Abwesenheit beider Einheiten den dicht zusammengezogenen Fahnentypus nebst Fehlen von Ligula zur Folge hat. Wenn wir, wie schon oben gesagt, das Vorhandensein von Ligula als das positive, das Fehlen derselben als das negative Glied des Merkmalspaares betrachten, werden wir also auch dazu veranlasst, den Fahnentypus des Hafers als den negativen, durch Fehlen gewisser Einheiten zustande gebrachten, »einfacheren» Typus anzusehen, unter den Farbentypen dem weissen entsprechend. Dieser Fall ist also insofern von besonderem Interesse, als es durch denselben gelungen ist, das Prinzip von der Anwesenheit und Abwesenheit der Elementareigenschaften als Glieder je eines Merkmalspaares de facto auf ein Gebiet zu übertragen, wo man sonst nur per analogiam oder aus indirekten Gründen zur Annahme dieses Grundprinzips gelangen würde. Mit grösserem Recht darf man wohl jetzt mit diesem Fall vor den Augen auch z. B. die Differenzen an Ährentypus beim Weizen und die darauf bezüglichen Spaltungen, ebenso wie die Spaltungen von Grössenеigenschaften usw. unter denselben Gesichtspunkt bringen. Die Theorie von der Gemeingültigkeit des genannten Prinzips und von der Bedeutung desselben zur Erklärung der von Mendel zuerst festgestellten und von den späteren Forschungen noch durchaus unerschütterten Gesetzmässigkeit, die sich in der Erzeugung der verschiedenen Gameten jedes Merkmalspaares in gleicher Anzahl äussert, dürfte durch solche Fälle nur noch fester begründet werden.

Die allseitwendigen, ausgebreiteten Rispentypen des Hafers müssen wir dagegen als die komplizierteren betrachten, die durch das Vorhandensein mehr oder weniger zahlreicher, die Stellung der Rispenäste beeinflussender Einheiten bedingt werden.

Interessant ist es von diesem Gesichtspunkte aus die verschiedenen, am Anfang dieses Kapitels (S. 75) aufgezählten Kreuzungen mit einander zu vergleichen. Die Eltern der ersterwähnten Kreuzung *0101* × *0202* sind beide Fahnentypen (0202 jedoch ein etwas lockerer), aber bei 0101 fehlt die Ligula, während 0202 (aus Schwarz. Tart. Fahnenhafer) dieselbe besitzt. Die Sorte 0202 unterscheidet sich aber, im Gegensatz zu der Sorte 0353, von 0101 durch nur eine Ligulaeinheit; denn die Spaltung in F_2 ist ja hier die gewöhnliche monohybride, 198 mit Ligula : 49 ohne Ligula. Die Einheit, welche die Ligula der Sorte 0202 verursacht, ist für sich allein nur imstande, einen ein bisschen lockreren Fahnentypus als den der Sorte 0101 herbeizuführen.

Die übrigen mit 0101 gekreuzten Sorten, welche nach der Spaltung in F_2 zu schliessen zwei oder mehr Ligulaeinheiten besitzen, zeigen sämtlich den allseitwendigen, ausgebreiteten Rispentypus. Bei den beiden Sorten 0401 und 0700 lässt die Spaltung in F_2 anscheinend auf drei, bei der Sorte 0950 sogar auf vier Ligulaeinheiten schliessen. Gerade bei der letztgenannten Sorte sind die Rispenäste am stärksten ausgespreizt, bisweilen sogar etwas schief nach unten gerichtet, hängend, weshalb die Sorte auch der »Schlafrispenhafer»-Gruppe [1]) zugerechnet worden ist. Wenn sämtliche vier Ligulaeinheiten zu der ausgespreizten Stellung der Rispenäste in höherem oder niedrigerem Grad beitragen (was jedoch bis jetzt nicht experimentell nachgewiesen ist), dann ist es ja natürlich, dass diese Sorte mit den meisten Ligulaeinheiten auch die am stärksten ausgebreiteten Rispen zeigen muss.

Schon die Untersuchung der F_2 auf dem Felde im Jahre 1902 lenkte sofort die Aufmerksamkeit auf das merkwürdige Verhältniss, dass bei der Kreuzung *0101* × *0950*, im scharfen Gegensatz zu der oben erörterten Kreuzung 0101 × 0353, wo die zusammengezogenen — aufgelösten Fahnentypen überwogen, die zusammengezogenen Fahnentypen in »sehr grosser Minorität» waren (s. näheres im folgenden Kapitel). Dieser auffallende Unterschied der in unmittelbarer Nähe von einander wachsenden Kreuzungen konnte damals nicht erklärt werden. Bei der einen Kreuzung »dominierte» der Fahnentypus, bei der anderen der ausgebreitete Rispentypus. Erst nach Untersuchung der Spaltung des Ligulamerkmales bei der Kreuzung 0101 × 0353 ist das verschiedene Verhalten der beiden Kreuzungen verständlich geworden. Das Überwiegen der ausgebreiteten Rispentypen in F_2 bei der Kreuzung 0101 × 0950 kommt ganz unzweifelhaft davon her, dass die ausgespreizte Stellung der Rispenäste bei der Sorte 0950 von mehreren unter sich unabhängigen Einheiten bedingt wird. Die beiden ligulalosen F_2-Individuen dieser

[1]) Vrgl. Fruwirth, Die Züchtung landwirtsch. Kulturpfl. IV, 1907, p. 300.

Kreuzung zeigten ebenso wie bei der Kreuzung 0101 × 0353 den echten Fahnentypus; eines derselbe wurde auf seine Vererbung geprüft und blieb sowohl in Bezug auf Fahnentypus wie Fehlen von Ligula konstant. Ausser diesen beiden ligulalosen Individuen gab es in F_2 37 andere Fahnentypen, die aber mit Ligula versehen waren. Ebenso wie bei 0353 muss es also auch bei 0950 eine oder mehrere Einheiten geben, die zwar Ligula erzeugen, aber nicht gleichzeitig allseitwendigen Rispentypus bewirken (vrgl. näheres im nächsten Kapitel).

Bei der Kreuzung *0401 × 0101* lässt wie gesagt die F_2-Spaltung auf das Vorhandensein von 3 Ligulaeinheiten bei 0401 schliessen. Auch hier gehörten die 5 ligulalosen Individuen sämtlich dem Fahnentypus an; es muss also auch bei 0401 eine Einheit geben, die zugleich Ligula und allseitwendige Stellung der Rispenäste bewirkt. Die meisten (73) Fahnenindividuen der F_2 zeigten Ligula; also müssen eine oder zwei von den Ligulaeinheiten die Allseitwendigkeit nicht bewirken können (vrgl. nächst. Kapitel). Es wurden 29 F_2-Individuen separat weiter geprüft. 7 von diesen gehörten der Fahnengruppe an — davon 6 mit, 1 ohne Ligula. Das letzte erwies sich selbstverständlich als konstant ligulalos, von den 6 übrigen ergaben 4 sichere Spaltung im Verhältnisse 3 mit Ligula : 1 ohne Ligula. Von 13 Individuen mit intermediärem Typus zeigte nur eines, und von 9 Individuen mit 0401-ähnlichem Rispentypus auch nur eines in seiner Nachkommenschaft die Spaltung 3 : 1. Wegen geringer Individuenzahl wurde von den übrigen Spaltungsweisen nur die Spaltung 15 : 1 (an 3 Parzellen) ersichtlich. Die übrigen 19 Parzellen zeigten nur mit Ligula versehene Pflanzen. Die gemachte F_3-Analyse widerspricht also keineswegs der Annahme, dass das Ligulamerkmal der Sorte 0401 von drei Einheiten bedingt sei, wenn auch nur ein vollständiges Verfolgen in F_3 völlig beweisend sein kann.

Die Kreuzung *0700 × 0101*, die, nach der F_2-Spaltung zu schliessen, auch ligula-trihybrid sein sollte, verhält sich von der vorigen Kreuzung insofern abweichend, als die Fahnentypen in F_2 hier, ebensowie bei der Kreuzung 0101 × 0950, sehr selten sind. Es wurden nämlich unter 215 Individuen nur 11 Fahnentypen gefunden. Von den 3 ligulalosen Individuen zeigte eines den echten stark zusammengezogenen Fahnentypus, die beiden anderen aber mehr lockeren Fahnentypus oder sogar allseitwendigen, aber dennoch ziemlich zusammengezogenen, fahnenähnlichen Rispentypus. Hieraus scheint auch hervorzugehen (vrgl. die Kreuzung 0101 × 0353 S. 84), dass es Einheiten giebt, die den Rispentypus gewissermassen beeinflussen, aber nicht Ligula bewirken. — Diese Kreuzung wurde in F_3 nicht verfolgt.

Wie viele unabhängige Einheiten es giebt, welche das Ligulamerkmal bewirken, lässt sich natürlich aus den bisher gemachten Untersuchungen nicht entnehmen. Vier solche sind mit ziemlich grosser Sicherheit konstatiert worden, aber die Möglichkeit besteht ja, dass sie noch zahlreicher sein können. Bei Kreuzung zwischen verschiedenen mit Ligula versehenen Sorten habe ich bis jetzt nirgends ligulalose Formen in F_2 bekommen, was der Fall sein sollte, wenn die gekreuzten Formen durch nur je eine selbständige Ligulaeinheit von einander abwichen; es

mag aber daran erinnert werden, dass die gekreuzten Formen sehr wohl in mehreren Einheiten verschieden sein können, aber nur eine gemeinschaftliche Einheit genügt um die Spaltung in mit Ligula versehene und ligulalose Individuen zu verhindern. Wir können uns z. B. zwei Sorten denken

$$L_1\ L_2\ L_3\ l_4\ L_5 \text{ und}$$
$$l_1\ l_2\ L_3\ L_4\ l_5,$$

welche in vier Einheiten, L_1, L_2, L_4 und L_5, verschieden sind, aber eine gemeinsame Einheit, L_3, enthalten, infolge deren die Descendenz einer solchen Kreuzung keine ligulalosen Formen aufweisen kann. Die Untersuchungen widersprechen also keineswegs der Annahme, dass die unabhängigen Ligulaeinheiten oder Rispentypuseinheiten noch mehr als vier zählen. Es sind aber erst die Kreuzungen mit der ligulalosen Form 0101, welche einen, obwohl bisher nur schwach orientierenden, Einblick in diesen Einheitskomplex gestattet haben.

Durch die Untersuchungen geht ferner — wie schon oben gesagt — hervor, dass zwar Fehlen von Ligula unbedingt vom Fahnentypus begleitet ist [1]), aber nicht umgekehrt. Die meisten bekannten Fahnenhafersorten sind auch tatsächlich mit Ligula versehen. Die Korrelation besteht nach den Untersuchungen nur darin, dass es gewisse Einheiten giebt, welche zugleich die Ligula und den ausgebreiteten Rispentypus verursachen, neben denen es aber noch andere giebt, welche zwar das Ligulamerkmal hervorrufen, aber doch das Beibehalten des Fahnentypus zulassen, d. h. den ausgebreiteten Rispentypus nicht zu bewirken imstande sind. Die beschränkte Korrelationsgültigkeit, die man bei Vergleichung einer grossen Zahl konstanter Getreideformen so oft insofern bemerkt, als eine Eigenschaft zwar gern, d. h. im grossen und ganzen, aber nicht ausnahmslos, mit einer anderen Eigenschaft verknüpft ist, m. a. W. dass die beiden Eigenschaften nicht ganz parallel, aber im wesentlichen gleichsinnig variieren, lässt sich in der Beleuchtung solcher Tatsachen besser verstehen. Wenn mehrere Einheiten vorhanden sind, von denen einige gleichzeitig mehrere Eigenschaften der Pflanze beeinflussen können, d. h. sozusagen korrelativ wirkend sind, während andere dagegen in ihrer Wirkung auf einzelne dieser Eigenschaften beschränkt sind, so ist es ja ziemlich natürlich, dass auch Formen vorkommen können, bei denen die Korrelation fehlt, s. g. Korrelationsbrecher, wenn nämlich diese Formen nur nichtkorrelativ wirkende Einheiten, aber keine korrelativ wirkenden besitzen. Bei Kreuzungen können solche Korrelationsbrecher demnach einfach durch Neukombination vorhandener Einheiten zustande kommen, und bezeichnen also in dem Falle nichts wirklich Neues, sondern nur eine Umgruppierung der Einheiten. Auch die Abstufungen der Korrelationsgültigkeit können durch verschiedene Gruppierung korrelativ und nichtkorrelativ wirkender Einheiten zustande kommen.

Dass dieselben äusseren Merkmale bisweilen »verkoppelt», aber in anderen Fällen von einander unabhängig sein können, braucht also nicht zu bedeuten, dass

[1]) Die Kreuzung 0700 × 0101 vielleicht ausgenommen.

für jedes der verkoppelten Merkmale eine Einheit vorhanden sei, m. a. W. dass sonst unabhängige Einheiten in gewissen Fällen verkoppelt werden können. Im Hinblick auf das oben konstatierte Beispiel, wo die Verkoppelung von Ligulamerkmal und Rispentypus von gewissen Einheiten, aber nicht von allen herbeigeführt wurde, wird man eher verallgemeinernd sagen dürfen, dass die einmal gegebenen wirklichen Einheiten stets gleich unabhängig von einander sind, dass aber gewisse Einheiten nur in einzelnen, andere dagegen gleichzeitig in mehreren Ausseneigenschaften sich äussern. Statt einer geringeren Zahl bisweilen verkoppelter Einheiten, wird man dahin geführt, eine grössere Zahl von stets selbständig auftretenden Einheiten anzunehmen. Die Untersuchungen von allerlei Eigenschaften lehren auch immer mehr, dass die wirklichen Einheiten zahlreicher sind, als man von vornherein erwarten konnte. Sogar fast ganz dieselbe äussere Ausbildung einer Eigenschaft bei zwei Formen kann das Resultat je einer selbständigen Einheit sein. Wenigstens können verschiedene Einheiten in ihrer äusseren Wirkung so übereinstimmen, dass die kleinen Differenzen, welche sie verursachen, nur mit grosser Schwierigkeit vom Auge erkannt werden können. Wenn man nicht aus den Zahlenverhältnissen wüsste, dass verschiedene Einheiten vorhanden sind, würden die geringfügigen äusseren Unterschiede es gar nicht erkennen lassen; in dieser Hinsicht hat z. B. schon die rote Kornfarbe beim Weizen ein sehr eklatantes Beispiel dargeboten.

Ganz dasselbe Verhältniss hat sich zum Teil auch bezüglich der Ligulaeinheiten gezeigt. Bei der Sorte 0353, deren Ligulaeinheiten L_1 und L_2 benannt wurden, hat eine Untersuchung der Ligula bei den F_3-Parzellen mit konstanter L_2-Rispe, die ja nur die Einheit L_2 besitzen (aus der Verbindung $l_1 L_2 \times l_1 L_2$), gezeigt, dass die Ligula bei diesen Parzellen ebenso oder fast ebenso gut entwickelt ist wie bei der Sorte 0353 (ein sicherer Unterschied konnte jedenfalls nicht gemacht werden). Die L_2-Einheit vermag also in Bezug auf Ligula für sich allein dieselbe oder fast dieselbe Wirkung wie beide Einheiten zusammen auszuüben. Die schwächere Wirkung der L_2-Einheit in Bezug auf Rispentypus wird also kaum von einer schwächeren Wirkung dieser Einheit in Bezug auf Ligula begleitet.

Die Beschaffenheit der von der L_1-Einheit bedingten Ligula kann, da die konstanten L_1-Parzellen (aus $L_1\ l_2 \times L_1\ l_2$) unter den anderen Parzellen mit konstant allseitwendig ausgebreiteter Rispe nicht identifiziert werden konnten, nur aus den im Verhältniss 3 : 1 spaltenden Parzellen der Gruppe 4 (aus $L_1\ l_2 \times l_1\ l_2$ und $l_1\ l_2 \times$ $\times L_1\ l_2$) ersehen werden. Die Ligula ist bei den meisten Individuen (also bei allen homozygoten $L_1\ l_2 \times L_1\ l_2$) dieser Parzellen ebenso gut entwickelt wie bei der Elternsorte 0353.

Die beiden unabhängigen Ligulaeinheiten der Sorte 0353 bewirken also offenbar kaum verschiedene Beschaffenheit der Ligula, und aus ihrer äusseren Wirkung kann man daher durchaus nicht ersehen, dass sie verschiedene Einheiten darstellen.

Ferner ist auch festgestellt worden, dass die beiden in Bezug auf Ligulabeschaffenheit etwa gleich wirkenden Einheiten zusammen keine merkbar grössere Länge der Ligula herbeiführen als jede für sich.

Bei der Sorte 0401 dürften dagegen die vorhandenen (wahrscheinlich drei) Ligulaeinheiten verschiedene Beschaffenheit der Ligula verursachen. Unter den wenigen untersuchten, im Verhältniss 3 : 1 spaltenden F_3-Parzellen (wo also nur eine Ligulaeinheit vorhanden sein kann) gab es nämlich eine, bei welcher neben ligulalosen Individuen nur solche mit wenig entwickelter, abgestumpfter Ligula, viel kürzer als bei 0401, vorhanden waren. Es dürfte also hier eine Einheit, die nur kurze Ligula bewirkt, vorhanden sein.

Es ist demnach wahrscheinlich, dass bei dem Bilden der mannigfachen Ligulatypen der Gräser viele unabhängige Einheiten tätig sind. Ob durch das verschiedene Kombinieren der Einheiten andere Abstufungen der Ligulalänge zustande kommen können als diejenigen, welche die Einheiten jede für sich allein bewirken, oder ob die Wirkung einer Einheit von derjenigen anderer Einheiten einfach »gedeckt» wird, so dass jedenfalls nicht mehr Abstufungen gebildet werden, als es Einheiten giebt, ist eine Frage, die noch des weiteren Studiums bedarf.

Dagegen ist es festgestellt, dass die beiden Einheiten L_1 und L_2 der Sorte 0353 zusammen einen anderen Rispentypus als jede für sich allein bewirken. Dass die Einheit L_2 den Rispentypus viel weniger modifiziert als L_1, ist schon oben erwähnt worden, aber sie wirkt doch, was die Stellung der Rispenäste betrifft, in derselben Richtung. Wenn beide Einheiten zusammenkommen, wird daher allem Anschein nach der Rispentypus noch mehr ausgebreitet, als wenn L_1 allein vorkommt. Zwar konnten unter den Parzellen der F_3 mit konstant ausgebreiteten Rispentypen diejenigen, wo L_1 allein vorkam, nicht sicher von den übrigen unterschieden werden, aber die Menge von Individuen in diesen Parzellen mit entschieden steifer aufwärtsstehenden Rispenästen als bei der Sorte 0353 spricht entschieden dafür, dass die Einheit L_1 für sich allein keine so stark ausgespreizte Aststellung wie L_1 und L_2 zusammen zu bewirken vermag. Die oben hervorgehobene Tatsache, dass die meisten Ligulaeinheiten eben bei denjenigen der untersuchten Sorten konstatiert wurden, welche die am meisten ausgespreizten Rispenäste zeigen, steht auch hiermit in Übereinstimmung.

Der Zusammenhang zwischen Ligulamerkmal und Stellung der Rispenäste erscheint anfangs merkwürdig. Indessen mag erwähnt werden, dass bei der ligulalosen Sorte 0101 auch die Blätter eine deutlich andere, mehr aufrechte Stellung einnehmen als bei den gewöhnlichen mit Ligula versehenen Sorten.

Es ist jedoch nochmals daran zu erinnern, dass es Ligulaeinheiten giebt, die den Rispentypus nicht oder nur wenig beeinflussen. Die meisten Sorten des Fahnentypus sind wie gesagt mit Ligula versehen; doch scheint es mir, als ob keine von diesen Sorten einen ganz so zusammengezogenen Rispentypus wie 0101 besitzen sollte.

Dagegen dürfte es keine Einheit geben, die den völlig allseitwendig ausgebreiteten Rispentypus, aber nicht Ligula zu bewirken vermag. Wenn dies der Fall ist, muss also der völlig allseitwendig ausgebreitete Rispentypus mit dem Ligulamerkmal korrelativ verbunden sein. Unter all den äusserst zahlreichen, aus verschiedenen Ländern stammenden untersuchten Formen mit allseitwendig ausgebreitetem Rispentypus habe ich auch keine einzige gefunden, bei welcher die Ligula fehlt.

C. Rispen- und Ährentypus.

1. Rispentypus beim Hafer.

a. *Rispe × Fahne.*

Diese Rubrik umfasst Kreuzungen zwischen allseitwendigen und einseitwendigen Rispentypen. Schon Rimpau [1]) hat die Spaltung des Rispentypus bei Kreuzungen beobachtet. Zwei natürliche Kreuzungen, Hallets kanad. Rispenhafer × Tartar. schwarz. Fahnenhafer und Dänischer Dünenhafer × Tartar. Fahnenhafer lieferten in der zweiten Generation ein Gemisch von Rispen- und Fahnenhafer; bei der ersteren dieser Kreuzungen werden auch Zwischenformen zwischen beiden erwähnt. In dem Bericht Wilsons [2]) wird der intermediäre Typus der primären Bastarde hervorgehoben. Bei den beiden Kreuzungen Black Tartarian × White Canadian und Black Tartarian × Abundance waren die Rispen bei den Bastarden mehr oder weniger deutlich einseitwendig, aber offener, d. h. mit stärker ausstehenden Ästen versehen, als bei der als Elter benutzten Fahnenhafersorte.

Über die Verhältnisszahlen für die Spaltung in der zweiten Generation giebt es dagegen bisher, soweit ich gefunden habe, keine Angaben.

Die hier zu besprechenden Kreuzungen zwischen Rispen- und Fahnentypen sind 10 an der Zahl. Von 8 dieser Kreuzungen wurde im Jahre 1902 die F_2 angebaut, und es wurde dann beim Ernten versucht, die Pflanzen nach dem Rispentypus zu klassifizieren. Zum Teil sind die dabei gewonnenen Zahlen schon im vorigen Kapitel bei Besprechung des Verhaltens des Ligulamerkmales angeführt worden.

0101	Fahne	× 0353	Rispe.	F_2	32	Rispe,	53	intermediär,	75	Fahne.	Summa	160
0101	»	× 0950	»	»	395	»	115	»	39	»	»	549
0401	Rispe	× 0101	Fahne.	»	59	»	88	»	78	»	»	225
0700	»	× 0101	»	»	136	»	68	»	11	»	»	215
01002	»	× 0101	»	»	98	»	73	»	55	»	»	226
0301	»	× 0202	» *a.*	»	139	Rispe +	intermediär,	103	»	»	242
»	»	»	» *b.*	»	134	» +	»	77	»	»	211
0202	Fahne	× 0926	Rispe	»	158	Rispe,	87	intermediär,	7	»	»	252
0202	»	× 0950	»	»	83	»	44	»	13	»	»	140

[1]) Kreuzungsprodukte landwirtsch. Kulturpfl. Sonderabdruck aus: Landwirtsch. Jahrb. 1891.

[2]) The hybridisation of cereals. Journ. of Agricult. Science, II, 1, 1907, p. 68.

Wenn wir, um die relativen Verhältnisse anschaulicher zu machen, dieselben prozentisch ausdrücken, bekommen wir folgende Zahlen:

0101 × 0353.	20	%	Rispe,	33	%	intermediär,	47	%	Fahne
0101 × 0950.	72	»	»	21	»	»	7	»	»
0401 × 0101.	26	»	»	39	»	»	35	»	»
0700 × 0101.	63	»	»	32	»	»	5	»	»
01002 × 0101.	43.4	»	»	32.3	»	»	24.3	»	»
0301 × 0202, *a*.	57	»	Rispe + intermediär,				43	»	»
» × » *b*.	64	»	» + »				36	»	»
0202 × 0926.	63	»	Rispe,	34	%	intermediär,	3	»	»
0202 × 0950.	59.3	»	»	31.4	»	»	9.3	»	»

Es fällt sofort auf, dass die Fahnentypen bei den verschiedenen Kreuzungen in sehr verschiedener Anzahl auftreten. Die drei Kreuzungen 0101 × 0353, 0401 × 0101 und 0301 × 0202 scheinen sich in ungefähr gleicher Weise zu verhalten, während bei 0101 × 0950, 0700 × 0101, 0202 × 0926 und 0202 × 0950 die Fahnenindividuen weit seltener sind.

Die im Ligulakapitel besprochene, in F_3 vollständig durchgeführte Untersuchung der Kreuzung *0101 × 0353* hat die F_2-Spaltung vollständig aufklären können. Es ging daraus hervor, dass ein Teil der Fahnenindividuen der F_2 in F_3 Spaltung Rispe-Fahne ergab; die meisten lieferten jedoch nur Fahnennachkommen, bei denen aber die Fahne zusammengezogen (wie bei 0101) oder offen sein konnte. Die intermediären F_2-Individuen, zu denen nicht nur stark aufgelöste, aber deutlich einseitige Typen, sondern auch zusammengezogene, kaum oder gar nicht einseitige Typen gerechnet wurden, ergaben grösstenteils Spaltung Rispe–Fahne, zum geringeren Teil konstante Fahne oder konstante allseitwendige Rispe. Die F_2-Individuen mit echter Rispe ergaben zum allergrössten Teil konstante Rispe; nur wenige spalteten in Rispe und Fahne auf. Im ganzen zeigten von den F_3-Parzellen $^1/_4$ konstante Rispe, $^1/_2$ Spaltung Rispe–Fahne und $^1/_4$ konstante Rispe. Es stellte sich also zweifellos das gewöhnliche Mendelsche Verhältniss heraus. Die Allseitwendigkeit und die Einseitwendigkeit bilden mit einander ein gewöhnliches Merkmalspaar. Da nach dem im genannten Kapitel Ausgeführten die Einseitwendigkeit das negative Glied des Merkmalspaares, d. h. das Fehlen der Einheit, bezeichnet, muss man sagen, dass bei 0353 eine Einheit vorhanden ist, die bei 0101 fehlt, und die die allseitwendige Stellung der Rispenäste verursacht. Die Spaltungszahlen zeigen mit Sicherheit, dass bei der Sorte 0353 nur e i n e Einheit für die Allseitwendigkeit vorhanden ist (diese Einheit wurde im Ligulakapitel L_1 genannt).

Die Untersuchung zeigte aber auch, dass bei 0353 eine zweite den Rispentypus beeinflussende Einheit (L_2) vorhanden war. Diese vermochte allerdings nicht die allseitwendige Stellung der Rispenäste herbeizuführen, aber bewirkte doch eine abstehende, zum Teil horizontale, statt aufrechte Stellung der Rispenäste, wodurch

ein lockerer offener Fahnentypus zustande kam. Die beiden Einheiten zusammen verursachten stärker abstehende Rispenäste als jede für sich allein. Die Elternsorte 0353, bei welcher beide Einheiten vorhanden sind, hat m. a. W. stärker abstehende Äste als diejenigen Individuen, bei welchen nur die Einheit L_1 vorhanden ist. Unter solchen Umständen ist es aber natürlich, dass die Heterozygoten Fahne $\times$ L_1-Rispe einen echteren Fahnentypus erhalten als die Heterozygoten Fahne $\times$ 0353-Rispe. Das F_1-Individuum der Kreuzung 0101 $\times$ 0353 zeigte demnach auch einen ziemlich offenen Fahnentypus, während dagegen die meisten F_2-Heterozygoten Fahne $\times$ L_1-Rispe, wie es die F_3-Untersuchung zeigte, den echten Fahnentypus besassen: von den 20 F_3-Parzellen der Gruppe 4, den Verbindungen $L_1\, l_2 \times l_1\, l_2$ und $l_1\, l_2 \times L_1\, l_2$ angehörend, stammten nicht weniger als 18 aus Fahnenindividuen, dagegen nur 2 aus Individuen von intermediärem Rispentypus (vrgl. S. 83 und die Tabelle S. 77).

Hierdurch wird verständlich, weshalb ein Teil der F_2-Fahnentypen in ihrer Nachkommenschaft nicht konstante Fahne, sondern Spaltung Fahne–Rispe ergeben.

Die Kreuzung *0401 $\times$ 0101* scheint sich in ungefähr ähnlicher Weise wie die vorige zu verhalten; die Verhältnisszahlen der F_2 sind nicht sehr verschieden. Die Allseitwendigkeit der Sorte 0401 dürfte demnach auch nur durch eine Einheit hervorgerufen sein. Die Ligulauntersuchung zeigte, dass bei dieser Sorte wahrscheinlich drei Einheiten für das Ligulamerkmal vorhanden sind, von denen die eine (L_1) den allseitwendigen Rispentypus bewirkt. Die zwei anderen (L_2, L_3) können die Einseitwendigkeit nicht aufheben, bewirken aber höchst wahrscheinlich, ebenso wie die L_2-Einheit bei der vorigen Kreuzung, etwas abstehende Rispenäste, während diese bei 0101 ganz aufrecht sind. Es zeigte sich nämlich bei der Untersuchung der F_2 im Jahre 1902, dass die allseitwendigen Rispentypen nur sehr selten ebenso stark abstehende Äste wie 0401 aufwiesen, aber im allgemeinen etwas mehr »steifästig» waren. Die L_1-Einheit bedingt wohl also für sich allein eine steifästigere Rispe als die der 0401, wo alle drei Einheiten vorhanden sind. Es ist deshalb auch hier zu erwarten, dass die Heterozygoten L_1-Rispe $\times$ Fahne einen mehr zusammengezogenen, echten Fahnentypus zeigen werden als der primäre Bastard 0401 $\times$ 0101, bei welchem der Rispentypus sowohl locker als auch ziemlich allseitwendig [1]) war. Die 35 % Fahnenindividuen der F_2 dürften also, ebenso wie bei der vorigen Kreuzung, zum Teil Spaltung Fahne–Rispe ergeben. Die Untersuchung von 7 Fahnenindividuen in F_3 hat dies auch bestätigt. Von diesen zeigten nämlich nur 5 konstanten Fahnentypus; 2 spalteten in Fahne und Rispe auf.

Es ist wohl also nicht zu bezweifeln, dass auch bei dieser Kreuzung in Bezug auf Allseit- und Einseitwendigkeit des Rispentypus das gewöhnliche monohybride Verhältniss besteht, m. a. W. dass die Allseitwendigkeit der Sorte 0401 von nur einer Einheit bedingt ist.

[1]) In Übereinstimmung damit steht, dass die echten Fahnentypen in F_2 bei dieser Kreuzung nicht so zahlreich sind als bei der vorigen.

Ebenso unzweifelhaft zeigt die Kreuzung *0301 × 0202*, dass es bei 0301 nur eine Einheit für die Allseitwendigkeit giebt. Die F_1-Individuen waren intermediär: die Rispen waren mehr zusammengezogen als bei 0301 aber nicht so vollkommen einseitig wie bei 0202. Um so sicherer erscheint es daher, dass die Fahnentypen der F_2 (die zum Teil etwas lockerer als bei 0202 waren) wenigstens zu 25 % Homozygoten Fahne × Fahne sind, und dass also das einfache Verhältniss 1 : 2 : 1 auch hier besteht.

Zwei andere im Jahre 1906 ausgeführte Kreuzungen Rispe × Fahne, von denen voriges Jahr die F_2-Spaltung beobachtet wurde, haben sich offenbar auch in gewöhnlicher monohybrider Weise verhalten. Es sind dies die Kreuzungen *0193 Fahne × 0351 Rispe* und *0196 Fahne × 0302 Rispe*. Bei den beiden Sorten 0351 und 0302 stehen die Rispenäste etwas mehr aufrecht als bei den bisher erwähnten Rispentypen; die Rispe wird dadurch mehr zusammengezogen und dem Fahnentypus etwas ähnlicher. Die F_1-Individuen dieser Kreuzungen waren ziemlich echte Fahnentypen. In F_2 wurde eine genaue Zählung der verschiedenen Kategorien von Rispentypen nicht vorgenommen, aber nach den auf dem Felde gemachten Annotationen waren die echten Fahnentypen ungefähr ebenso zahlreich wie die intermediären Typen und die Rispentypen zusammen. Die echten allseitwendigen Rispentypen schienen etwa $^1/_4$ der ganzen Individuenzahl auszumachen. Die beiden Kreuzungen umfassen 3 resp. 4 verschiedene Linien, welche sich in ungefähr gleicher Weise verhielten; nur bei einer Linie der Kreuzung 0196 × 0302 waren die Fahnentypen etwas seltener als sonst.

Auch diese beiden Kreuzungen zeigen offenbar das Verhältniss 1 : 2 : 1. Die Sorten 0351 und 0302 haben also, ebenso wie 0353, 0401 und 0301, nur eine Einheit für die Allseitwendigkeit der Rispe. Diese sämtlichen Sorten werden dem Steifrispenhafer zugerechnet [1]).

Die drei Sorten 0700, 0926 und 0950, von denen die erste zum Sperrrispenhafer, die beiden letzteren zum Schlaffrispenhafer gerechnet werden, zeigen einen anderen Rispentypus als die obengenannten Sorten. Die Rispen sind hier grösser

[1]) Es ist eine wohlbekannte Tatsache, dass gewisse alte Haferrassen, wie z. B. der Propsteierhafer, kürzere, mehr aufwärtsstehende Rispenäste und deshalb auch mehr zusammengezogene Rispen aufweisen als andere Haferrassen, bei denen die Rispen durch längere, mehr horizontal abstehende, bisweilen sogar schief nach unten gerichtete Äste einen ganz anderen, im Umkreise grösseren, mehr lockeren und schlaffen Typus aufweisen. Diese Unterschiede im Rispenbau sind ebenso treu erblich wie z. B. Unterschiede an Korngrösse usw. Nur sind die beiden obengenannten Haupttypen keineswegs scharf von einander getrennt, sondern durch allerlei Übergänge verbunden. Die erblichen Rispentypen bilden m. a. W. ebensowie die erblichen Abstufungen von Grösseneigenschaften eine zusammenhängende Serie. Beim Propsteierhafer können erbliche Formen mit steiferen und schlafferen Rispen unterschieden werden. Die letzteren bilden den Übergang zu den noch lockreren oder schlafferen Rispentypen, die z. B. gewisse alte schwedische Landesrassen kennzeichnen. Hj. Nilsson hat den steiferen Rispentypus als Steifrispenhafer bezeichnet und unter den lockreren Typen den Spreizrispenhafer, Sperrrispenhafer und Schlaffrispenhafer unterschieden. Vrgl. z. B. Fruwirth, Die Züchtung landwirtsch. Kulturpfl. IV, 1907, p. 299; ferner Ulander, Die schwed. Pflanzenzüchtung zu Svalöf, Journ. f. Landwirtsch. 1906, p. 105, wo Abbildungen der verschiedenen Rispentypen gegeben sind.

und lockerer, mit mehr ausgespreizten—hängenden Ästen. Diese Sorten zeigen bei Kreuzungen mit Fahnentypen ein ganz anderes Verhältniss, indem die echten Fahnentypen in F_2 nur wenige Prozent betragen. Daraus geht hervor, dass bei den Sorten 0700, 0926 und 0950 die allseitwendige Stellung der Rispenäste von mehr als einer selbständig spaltenden Einheit herrühren muss.

Die Sorte 0950 hat sich in den beiden Kreuzungen *0101 × 0950* und *0202 × 0950* in ungefähr gleicher Weise verhalten : die reinen Fahnentypen sind in beiden Fällen fast gleich an der Zahl (7 % und 9.3 %). Die Spaltungszahlen lassen am nächsten auf die dihybride Spaltung schliessen; es sollten m. a. W. bei 0950 zwei Einheiten für die Allseitwendigkeit (A_1, A_2) vorhanden sein. Die Kreuzung wäre dann in folgender Weise zu bezeichnen:

$$\begin{array}{ccc} 0950 & & 0101 \\ A_1 & & a_1 \\ | & \times & | \\ A_2 & & a_2 \end{array}$$

Diese Kreuzung sollte also z. B. der Kreuzung 0353 × 0668 entsprechen, bei welcher die Sorte 0668 zwei selbständig spaltende Einheiten für die schwarze Spelzenfarbe zeigte (vrgl. S. 29). In diesem Falle müssten die konstantbleibenden Fahnentypen ($a_1 a_2 \times a_1 a_2$) $^1/_{16} = 6.25$ % der ganzen Individuenzahl der F_2 betragen. Um diese Frage sicher zu beantworten, würde es wohl genügen, sämtliche Fahnenindividuen der F_2 auf ihre Konstanz zu prüfen, was jedoch bis jetzt nicht gemacht worden ist. Die konstantbleibenden Rispentypen sollten $^7/_{16} = 43.75$ % betragen. Im Vergleich damit erscheinen die echten Rispentypen, besonders bei 0101 × 0950, viel zu zahlreich (72 %). Es ist daher wohl zu vermuten, dass diese allseitwendigen Rispentypen zum Teil Heterozygoten Fahne × Rispe sind; doch zeigte der primäre Bastard 0101 × 0950 einseitwendige, wenn auch nicht zusammengezogene, sondern aufgelöste Rispe (mit langen, gebogenen Ästen). Die Kreuzung 0401 × 0950 (siehe unten S. 99) bezeugt aber auch, dass 0950 zwei (nicht drei) Einheiten für die Allseitwendigkeit besitzen muss.

Da die Spaltung des Ligulamerkmales darauf schliessen lässt, dass bei 0950 vier Einheiten für dieses Merkmal vorkommen, sollte es also bei 0950 ebenso wie bei 0401 zwei Einheiten geben, die Ligula erzeugen, aber den allseitwendigen Rispentypus nicht bewirken können.

Ob bei den Sorten *0700* und *0926* zwei oder vielleicht drei Einheiten für die Allseitwendigkeit vorhanden sind, lässt sich aus den bisher gewonnenen Zahlen nicht mit Sicherheit erkennen.

Es bleibt jetzt nur noch eine Kreuzung übrig, *01002 × 0101.* Ob bei dieser Kreuzung das monohybride oder dihybride Verhältniss vorhanden ist, kann man aus den Spaltungszahlen in F_2 nicht ersehen. Es ist möglich, dass die allseitwendigen Rispentypen zum Teil heterozygot sind, in welchem Falle sich das monohybride Verhältniss herausstellen würde; oder die Fahnentypen sind grösstenteils hetero-

zygot, und dann würden wir die dihybride Spaltung vor uns haben. Nach der Kreuzung 0301 × 01002 (s. S. 100) zu schliessen, dürfte die letztere Alternative die richtige Deutungsweise darstellen. 01002 hat, ebenso wie die drei Sorten 0700, 0926 und 0950, einen stark ausgebreiteten lockeren Rispentypus.

Über die Wirkung der einzelnen Einheiten der Formen 0950, 0700, 0926 und 01002 lässt sich, da die Kreuzungen in F_3 nicht vollständig verfolgt worden sind, nicht viel sagen. Nach dem Verhalten der Kreuzung 0101 × 0950 in F_2 scheint es jedoch ausser Zweifel gestellt, dass wenigstens die eine Einheit der 0950 eine Rispe mit weniger stark abstehenden Ästen als die der 0950, wo beide Einheiten zusammen vorkommen, bewirkt. Wenn jede der beiden Einheiten eine ebenso stark ausgebreitete Rispe wie die der 0950 selbst verursachte, sollten nämlich nach dem dihybriden Vorgange von 16 Individuen 7 [1]) den Rispentypus der 0950 haben. Von den 549 F_2-Individuen hatten aber höchstens 100 eine ebenso stark ausgebreitete Rispe wie 0950; die übrigen Rispentypen waren deutlich steifästiger. Bei der Kreuzung 0202 × 0950 wurden von den 140 F_2-Individuen sogar nur 18 in die Gruppe mit ebenso stark ausgebreiteter Rispe wie bei 0950 einrangiert. Das Verhalten dieser Kreuzung macht es wahrscheinlich, dass keine von den beiden Einheiten für sich allein einen so ausgebreiteten Rispentypus wie bei 0950 zu bewirken vermag, sondern dass dieser nur durch Zusammenwirken beider Einheiten herbeigeführt werden kann.

Noch deutlicher zeigte die Kreuzung 0700 × 0101, dass die Einheiten der Sorte 0700 jede für sich allein nicht einen so ausgebreiteten Rispentypus wie beide zusammen zu bewirken vermögen. In F_2 ging nämlich der Rispentypus der 0700 fast ganz verloren; die weitaus meisten Rispentypen waren weniger ausgebreitet, ihre Äste steifer aufwärtsstehend. Von den 215 F_2-Individuen konnten nur 5 als mit 0700 gleichwertig rubriziert werden, aber auch diese zeigten nicht den echten Typus von 0700, wenn auch ihre Rispen ebenso stark ausgebreitet waren.

Bei der Kreuzung 01002 × 0101 waren dagegen von den 226 F_2-Individuen 68 als mit 01002 gleichwertig zu bezeichnen. Dies deutet auf das einfache monohybride Verhältniss hin. Wenn aber, wie die Kreuzung 0301 × 01002 zeigt (s. S. 100), bei 01002 trotzdem zwei Einheiten für die Allseitwendigkeit vorhanden sind, so muss in diesem Falle die eine Einheit der 01002 eine ebenso stark [2]) ausgebreitete Rispe wie beide Einheiten zusammen bewirken. Wir können auch darauf schliessen, dass jede Einheit für sich allein eine verschiedene Wirkung haben muss; die eine muss mehr abstehende Rispenäste verursachen, d. h. stärker wirkend sein, als die andere.

[1]) von den 7 Verbindungen abstammend, die A_1 oder A_2 in beiden Gameten enthalten, d. h. $A_1A_2 \times A_1A_2$, $A_1A_2 \times A_1a_2$, $A_1A_2 \times a_1A_2$, $A_1a_2 \times A_1A_2$, $A_1a_2 \times A_1a_2$, $a_1A_2 \times A_1A_2$ und $a_1A_2 \times a_1A_2$.

[2]) oder fast ebenso stark; kleine Verschiedenheiten können natürlich nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

b. *Rispe × Rispe.*

Bei einigen der etwa 30 in F_2 untersuchten Kreuzungen dieser Art ist es eingetroffen, dass in F_2 Fahnentypen in geringer Zahl neben Rispentypen als Neuheiten ausgespaltet wurden. Es sind dies die Kreuzungen 0301 × 01002, 0401 × 0950, 0401 × 0450 und 0408 × 0450. Es ist aber selbstverständlich, dass so geschehen muss, sobald die gekreuzten Sorten z. B. je eine besondere Einheit (A_1 resp. A_2) für die Allseitwendigkeit, d. h. keine gemeinsame, besitzen. Die Kreuzung wird dann nach dem Schema

$$\begin{array}{ccc} A_1 & & a_1 \\ | & \times & | \\ a_2 & & A_2 \end{array}$$

Individuen ergeben müssen, die beide Einheiten entbehren, $a_1\, a_2$, und die demgemäss den Fahnentypus zeigen.

Das Entstehen von Fahnentypen bei Kreuzung zweier Rispentypen entspricht völlig z. B. der Bildung weissspelziger Individuen bei Kreuzung von schwarz- und gelbspelzigen Hafersorten (vrgl. S. 43) oder weisskörniger Individuen bei Kreuzung zweier rotkörnigen Weizenformen (vrgl. S. 71). In beiden Fällen müssen, da jede der zwei Einheiten mit dem Fehlen derselben ein Merkmalspaar bildet, Formen entstehen, bei denen beide Einheiten fehlen und die deshalb den Fahnentypus, bezw. die weisse Spelzen- oder Kornfarbe, zeigen müssen. Der Fahnentypus entspricht also der weissen Farbe.

Rimpau [1]) erwähnt eine natürliche Kreuzung, Propsteier × Schwarz. Rispenhafer, bei welcher die zweite und dritte Generation nur Rispentypen ergaben, die vierte Generation dagegen einzelne einseitwendige Rispen aufwies; es konnte jedoch nicht entschieden werden, ob dieser neu auftretende Fahnenhafer das Produkt einer neuen Kreuzung darstellte oder ein Rückschlag auf den Fahnenhafer war, von welchem die väterliche Form abstammte.

Die Kreuzung *0408 × 0450*, die in F_3 (1908) vollständig verfolgt worden ist, soll zuerst besprochen werden. Beide Eltern sind Steifrispensorten; 0450 besitzt etwas mehr aufwärtsstehende Äste als 0408, die Differenz im Rispentypus ist aber nicht gross. F_1 veranlasste keine besondere Bemerkung. In F_2 zeigten sich dagegen unter 112 Individuen neben den gewöhnlichen Rispentypen einzelne einseitwendige Typen. Sämtliche 112 Pflanzen wurden in Bezug auf ihre Vererbung separat geprüft. Es stellte sich dann heraus, dass jene einseitwendigen Individuen in Bezug auf die Einseitwendigkeit konstant blieben, und dass eine grosse Zahl der allseitwendigen F_2-Individuen Spaltung Rispe–Fahne zeigte. Von den 112 F_3-Parzellen zeigten 9 den einseitwendigen Fahnentypus konstant, d. h. bei sämtlichen Pflanzen. Dies bedeutet m. a. W., dass von den F_2-Individuen 9, oder etwa $^1/_{12}$, den Fahnentypus homozygot besassen. Hieraus scheint mit ziemlicher Gewissheit

[1]) l. c.

hervorzugehen, dass hier das dihybride Verhältniss vorhanden ist. Die Sorten 0408 und 0450 sollten je eine besondere Einheit für die Allseitwendigkeit besitzen. Die Kreuzung wird dann wie gewöhnlich $^1/_{16}$ solche Kombinationen ergeben, bei denen beide Einheiten in beiden Gameten fehlen ($a_1\,a_2 \times a_1\,a_2$).

Das Verhalten der übrigen F_3-Parzellen scheint jedoch zunächst nicht ganz in Übereinstimmung damit zu stehen. Nach der dihybriden Spaltungsweise sollte $^1/_2$ der F_3-Parzellen Spaltung Rispe–Fahne zeigen ($^1/_4$ nach dem Verhältnisse 15 Rispe + intermediär : 1 Fahne, $^1/_4$ nach dem Verhältnisse 3 : 1). 25 Parzellen zeigten eine sehr deutliche Aufspaltung in Rispe und Fahne. Bei 17 anderen Parzellen waren die Rispen zum Teil deutlich stärker zusammengezogen als bei den beiden Eltern, aber kaum oder gar nicht einseitig. Aus der F_2 ist zu ersehen, dass die Heterozygoten Rispe × Fahne bei dieser Kreuzung nicht deutlich einseitwendig sind, und es ist deshalb höchst wahrscheinlich, dass diese zusammengezogenen Rispentypen in den 17 F_3-Parzellen Heterozygoten Rispe × Fahne bezeichnen. Dies geht übrigens auch daraus hervor, dass in den 25 deutlich spaltenden Parzellen die echten Rispen- und Fahnentypen durch solche intermediäre Typen verbunden sind. Die 17 Parzellen gehören ohne Zweifel zu den im Verhältniss 15 : 1 spaltenden, wo die echten einseitwendigen Fahnentypen ($a_1\,a_2 \times a_1\,a_2$) bei geringer Individuenzahl nicht auftreten. Viele von den F_3-Parzellen umfassten nun eben nur wenige Individuen; Verheerungen durch den Drahtwurm (Agriotes) in gewissen Teilen des Versuchsfeldes hatten nämlich dazu beigetragen, die Anzahl der Pflanzen zu vermindern. 4 Parzellen wurden nicht untersucht. Von 108 F_3-Parzellen sollten also $25 + 17 = 42$ Parzellen Spaltung Rispe–Fahne zeigen. Dies ist allerdings eine etwas zu geringe Zahl, aber die Abweichung vom erwarteten Verhältnisse ist doch nicht grösser, als dass man noch mit ziemlich grosser Gewissheit auf das Vorhandensein der dihybriden Spaltung schliessen kann. Die 25 sehr deutlich spaltenden Parzellen dürften nach den auf dem Felde gemachten Annotationen grösstenteils den im Verhältnisse 3 : 1 spaltenden angehören. Eine Zählung der Individuen der verschiedenen Kategorien von Rispentypen konnte jedoch bei der grossen Anzahl von Parzellen nicht vorgenommen werden.

Aus der bei einer grossen Anzahl von F_3-Parzellen wiederkehrenden Spaltung in Rispen- und Fahnentypen ist am besten ersichtlich, dass die in F_2 entstehenden Fahnentypen keineswegs Hybridmutationen bezeichnen, sondern der regelmässigen Spaltung angehören.

Die Annotationen zeigen ferner, dass einige der Parzellen mit konstant allseitwendigem Rispentypus noch ausgebreitetere, lockrere und schlaffere Rispen als beide Eltern besassen. Derselbe auffallend schlaffere, weitläufigere Rispentypus war in vielen anderen Parzellen in grösserer oder geringerer Zahl zu sehen. Wir haben hier offenbar die Verbindung $A_1\,A_2 \times A_1\,A_2$. Die beiden verschiedenen Einheiten der Elternsorten bewirken, wenn sie vereinigt werden, stärker ausgespreizte Rispenäste. Durch Kombination der beiden Einheiten des Steifrispentypus entsteht Spreiz- oder Schlaffrispentypus. Durch Kreuzung von Schlaffrispen-

formen mit Fahnenhafer wurde analytisch erwiesen, dass der Schlaffrispentypus einer gewissen Form von zwei Einheiten bedingt sein kann, die jede für sich allseitwendige Stellung der Rispenäste bewirken. Dieser Fall ist dagegen von besonderem Interesse, weil er zeigt, dass durch Synthese zweier selbständigen Einheiten, die jede für sich nur mässig abstehende Rispenäste zu bewirken vermögen, der genannte Schlaffrispentypus zustande kommen kann.

Aus den erwähnten Tatsachen können wir schliessen, dass bei den Sorten 0408 und 0450 je eine besondere Einheit für den allseitwendigen Rispentypus vorhanden ist. Durch Kreuzung der beiden Sorten müssen, da jede Einheit mit dem Fehlen derselben ein Merkmalspaar bildet, Formen entstehen, bei denen beide Einheiten fehlen, und welche demgemäss den einseitwendigen Fahnentypus zeigen. Die beiden Einheiten ergeben zusammen stärker ausgespreizte Rispenäste als jede für sich allein.

0401 × 0450. Von dieser Kreuzung erhielt ich erst voriges Jahr die F_2. Es zeigten sich auch hier unter den allseitwendigen Typen einzelne einseitwendige, doch nicht zusammengezogene, sondern lockere.

0401 × 0950. Das F_1-Individuum war an Rispentypus der Vatersorte 0950 ähnlich. Unter den 233 Individuen der F_2 (1902) wurden 2 echte zusammengezogene einseitwendige Fahnentypen und 8 zwischen Fahne und Rispe intermediäre Typen bemerkt. Die zwei echten Fahnentypen blieben bei fortgesetztem Anbau konstant; von den intermediären wurde nur eine Pflanze geprüft, und diese ergab, wie zu erwarten war, Spaltung in Rispe und Fahne. Die Ausspaltung von Fahnentypen in F_2 zeigt mit Sicherheit, dass die beiden Elternsorten keine gemeinschaftliche Einheit für die Allseitwendigkeit besitzen. Die Zahl der Fahnentypen in F_2 lässt am nächsten auf die trihybride Spaltungsweise schliessen. Es sollen also bei diesen zwei Sorten insgesamt drei selbständig spaltende Einheiten vorhanden sein. Dieses Ergebniss steht in Übereinstimmung mit den Resultaten, welche die Kreuzungen von 0401 und 0950 mit Fahnentypen lieferten; nach diesen sollten nämlich bei 0401 1 Einheit, bei 0950 2 Einheiten für die Allseitwendigkeit vorkommen (vrgl. S. 93 und 95). Diese Kreuzung liefert aber den wichtigen neuen Nachweis, dass die einzige Einheit der Sorte 0401 eine andere ist als die beiden der Sorte 0950. Wir haben also dank derselben drei verschiedene selbständige Einheiten für die allseitwendige Stellung der Rispenäste kennen gelernt. Diese Kreuzung ist demnach in folgender Weise zu bezeichnen:

$$\begin{array}{ccc} 0401 & & 0950 \\ A_1\, a_2\, a_3 & \times & a_1\, A_2\, A_3 \end{array}$$

Es ist dann zu erwarten, dass von 64 F_3-Parzellen 8 die trihybride Spaltung (63 Rispe + intermediär : 1 Fahne), 12 die dihybride Spaltung (15 : 1), und 6 die monohybride Spaltung (3 : 1) ergeben werden (vrgl. die trihybride Spaltung der Kornfarbe des Weizens, S. 69). Die Kreuzung wurde jedoch in F_3 nur zum sehr

geringen Teil fortgesetzt. Vermutlich sind die F_2-Heterozygoten Rispe × Fahne hier ebenso wie bei der Kreuzung 0101 × 0950 (vrgl. S. 95) zum Teil allseitwendig. Es sollen nämlich von den 233 F_2-Individuen $\frac{(8+12+6)\,.\,233}{64} = 95$ Individuen Heterozygoten Rispe × Fahne sein (z. B. aus den Gametenverbindungen $A_1\,a_2\,a_3 \times a_1\,a_2\,a_3$, $A_1\,A_2\,a_3 \times a_1\,a_2\,a_3$ und $A_1\,A_2\,A_3 \times a_1\,a_2\,a_3$), aber nur 8 intermediäre Typen wurden in F_2 gefunden; die übrigen Heterozygoten müssen also, wenn die oben aufgestellte Erklärung dieser Kreuzung richtig ist, den gewöhnlichen allseitwendigen Typus besitzen. Es ist zu bemerken, dass viele von den echt allseitwendigen F_2-Rispen etwas steifer, mehr zusammengezogen als die Rispen der Eltern waren. Diese stellen wohl eben Heterozygoten Rispe × Fahne dar.

0301 × 01002. Die Sorte 0301 ist ebensowie die oben unter Rispe × Fahne besprochenen Sorten 0302, 0351 usw. ein Steifrispenhafer; 01002 hat dagegen, wie schon dort erwähnt, einen ausgebreiteten lockeren Rispentypus. Die zwei F_1-Individuen (*a*, *b*) waren zwischen den Eltern intermediär.

In F_2 wurden bei der Linie *a* unter 451 Individuen 6 echte Fahnentypen und 17 zwischen Rispe und Fahne intermediäre Typen gefunden. Bei Vorhandensein von drei Einheiten, d. h. bei trihybrider Kreuzung, sollten $\frac{451}{64} = 7$ Fahnenindividuen in F_2 entstehen. Es ist demnach ziemlich unzweifelhaft, dass auch diese Kreuzung eine trihybride ist. Bei 0301 giebt es, wie die oben erörterte Kreuzung von 0301 mit Fahne (0301 × 0202) zeigt, 1 Einheit für die Allseitwendigkeit, und bei 01002 müssen demnach 2 andere, von dieser verschiedene, vorhanden sein. Von den 6 echten Fahnentypen der F_2 wurden 4 auf ihre Vererbung geprüft; der Fahnentypus blieb dabei konstant.

Bei der Linie *b* wurde in F_2 unter 108 Individuen kein echter Fahnentypus gefunden, wohl aber einige Individuen mit stark zusammengezogenen Rispen, wahrscheinlich Bastarde Rispe × Fahne. Zwei von diesen wurden auf ihre Vererbung geprüft und ergaben beide Spaltung Rispe — echte Fahne, wodurch die vermutete Natur dieser Individuen bestätigt wurde. Diese Linie wurde übrigens in F_3 (1903) vollständig verfolgt, aber leider wurden Annotationen über die Spaltung des Rispentypus damals nicht vorgenommen.

Die Kreuzung 0301 × 01002 scheint zu zeigen, dass es bei der Sorte 01002 zwei Einheiten für die Allseitwendigkeit giebt, und dass diese von der bei der Sorte 0301 vorhandenen Einheit verschieden sind.

Die bei Kreuzungen von Rispensorten entstehenden Fahnentypen würde man früher Rückschläge auf den Fahnentypus genannt haben. Wahrscheinlich hätte man auch von einer näheren Verwandtschaft solcher Rispensorten mit dem Fahnenhafer reden wollen, um so mehr als z. B. die beiden Sorten 0401 und 0450, die bei Kreuzung mit einander Fahnentypen ergeben, eben aus dem im mittleren Schweden angebauten Schwarz. Tartar. Fahnenhafer herstammen. In Bezug auf die

s. g. Verwandtschaft kann man natürlich sagen, dass Formen, die nur eine Einheit für die Allseitwendigkeit besitzen, dem Fahnentypus näher stehen als diejenigen, die mehrere solche Einheiten besitzen. Aber für die Frage, ob Fahnentypen aus Rispentypen entstehen können oder nicht, kommt es hauptsächlich darauf an, ob gemeinschaftliche Einheiten für die Allseitwendigkeit vorhanden sind oder nicht. Wenn keine gemeinsamen Einheiten vorkommen, müssen auch Formen mit mehreren Einheiten (d. h. dem Fahnentypus weniger verwandte Formen) bei genügender Individuenzahl Fahnentypen ausspalten. Umgekehrt können Formen mit nur einer, aber derselben Einheit, obwohl sie dem Fahnentypus nahe stehen, niemals den Fahnentypus ergeben.

Die beiden Formen 0401 und 0450 dürften ebenso wie viele andere im Schwarz. Tartar. Fahnenhafer gefundene Rispentypen entweder durch spontanes Entstehen der betreffenden Einheiten oder wahrscheinlicher durch Kreuzung von Fahnenhafer mit dem ebenfalls im mittleren Schweden von alters her allgemein angebauten Schwed. Schwarz. Rispenhafer [1]) gebildet worden sein. Diese letztere Sorte hat einen stark ausgebreiteten Rispentypus (etwa wie 01002) und muss wohl demgemäss mehr als eine Einheit für die Allseitwendigkeit, z. B. A_1 und A_2, besitzen. Durch Kreuzung mit Fahnenhafer, $a_1\ a_2$, müssen dann Formen entstehen, die nur eine der Einheiten besitzen, $A_1\ a_2$ und $a_1\ A_2$, und die den steiferen, vom Fahnentypus weniger abweichenden Rispentypus der Sorten 0401 und 0450 zeigen werden.

In der Sorte 0450, im grossen angebaut, haben einzelne Abweichungen mit Fahnentypus aufzutreten begonnen. Diese Abweichungen brauchen nach dem oben gezeigten nicht unbedingt durch Kreuzung mit Fahnenhafer entstanden zu sein (oder Beimischungen von Fahnenhafer zu sein), sondern können auch durch Kreuzung mit anderen Rispensorten, möglicherweise auch durch spontanes Wegfallen der Einheit für die Allseitwendigkeit, zustande kommen.

Bei keiner der übrigen in F_2 bisher untersuchten Kreuzungen Rispe $\times$ Rispe sind Fahnentypen in F_2 aufgetreten. Es dürfte dies wohl im allgemeinen daher rühren, dass die gekreuzten Formen eine oder mehrere gemeinschaftliche Einheiten für die Allseitwendigkeit besitzen.

Die Kreuzung *0353 × 0401* verdient im Anschluss an das eben gesagte kurz besprochen zu werden. Aus den Kreuzungen dieser Sorten mit Fahnensorten ist zu schliessen, dass bei jeder derselben 1 Einheit für die Allseitwendigkeit vorhanden ist. Da bei 0353 × 0401 weder in F_2 noch in F_3 (die vollständig untersucht wurde) Fahnentypen entstanden, so ist es offenbar, dass 0353 und 0401 dieselbe Einheit für die Allseitwendigkeit besitzen müssen.

[1]) Besonders der Wachstumsmodus der Sorten 0401 (Schwarz. Glockenhafer) und 0450 (Schwarz. Grossmogulhafer), der von dem des Tartar. Fahnenhafers verschieden ist, aber eben mit dem des genannten Rispenhafers übereinstimmt, macht es wahrscheinlich, dass sie aus natürlicher Kreuzung mit dieser Sorte hervorgegangen sind.

Bei den beiden Kreuzungen *0375 × 0401* und *0375 × 0450* entstanden in F_2 (1905) auch keine Fahnentypen. Wenn dies darauf beruht, dass gemeinschaftliche Einheiten vorhanden sind, können wir, da 0401 und 0450 (wie die Kreuzung 0401 × 0450 zeigt) je eine besondere Einheit für die Allseitwendigkeit besitzen, daraus den Schluss ziehen, dass bei 0375 wenigstens zwei Einheiten für die Allseitwendigkeit vorhanden sind, von denen die eine mit der Einheit der 0401, die zweite mit derjenigen der 0450 identisch ist. In Übereinstimmung damit steht auch, dass die aus Propsteierhafer gezüchtete 0375 (die jedoch noch dem Steifrispentypus zuzurechnen ist) eine Rispe mit relativ stark abstehenden, gracil gebogenen Ästen besitzt und sich dadurch den Schlaffrispentypen nähert.

Es sind also durch die bisher gemachten Kreuzungen drei selbständige Einheiten für die allseitwendige Stellung der Rispenäste konstatiert worden. Es ist jedoch möglich und auch wahrscheinlich, dass die Zahl solcher selbständigen Einheiten noch grösser ist.

Bei Kreuzungen von Steifrispenformen (0315, 0386) mit gewissen Spreiz- oder Schlaffrispenformen (0924, 0925) war es auffallend, dass in F_2 (1908) keine oder fast keine Individuen den Steifrispentypus des Elters aufwiesen, sondern dass die Rispen hauptsächlich vom Typus der Sorten 0924 oder 0925 bis intermediär waren. Da bei diesen Kreuzungen keine Fahnentypen in F_2 entstanden, dürften die gekreuzten Sorten eine gemeinschaftliche Einheit besitzen. Nebst dieser muss man, um das Verhalten dieser Kreuzungen erklären zu können, für jede der letztgenannten beiden Sorten wenigstens zwei andere Einheiten annehmen, die bei den Steifrispensorten fehlen.

Es ist jedoch zu bemerken, dass der Rispentypus auch von anderen Einheiten beeinflusst wird, die mit der Allseitwendigkeit oder Einseitwendigkeit nichts zu tun haben. Im Ligulakapitel haben wir ja bei der Sorte 0353 eine Einheit (L_2) kennen gelernt, welche zwar nicht die Allseitwendigkeit, aber jedoch ziemlich abstehende Rispenäste bewirkte. Wo diese Einheit fehlte, waren die Rispenäste straff aufrecht. Sowohl bei einseitwendigen als bei allseitwendigen Typen können die Internodien und die Äste der Rispe länger oder kürzer sein. Dazu kommt die Anzahl von Ährchen in der Rispe, Grösse der Ährchen usw., alles Faktoren, die den morphologischen Charakter der Rispe beeinflussen können. Es können dabei wohl die vielfachsten Kombinationen entstehen, und auf diese Weise die zahlreichen charakteristischen und treu erblichen Rispentypen zustande kommen, welche auch die aus derselben alten Rasse getrennten Formen kennzeichnen können. Die Wirkung aller einzelnen, auch »kleineren» auf den Rispentypus einwirkenden Einheiten festzustellen, wird allerdings eine äusserst verwickelte Aufgabe sein. Die bisher gemachten Untersuchungen haben in diesem Falle wie sonst nur einen orientierenden Einblick in die Einheitskomplexe geben können.

c. *Fahne × Fahne.*

Nur eine solche Kreuzung, *0101 × 0202*, ist bisher in F_2 untersucht worden. Es fanden sich dabei nur Fahnentypen, keine allseitwendigen. Eine von Rimpau studierte natürliche Kreuzung zweier Fahnenhafersorten ergab ebenfalls nur Fahnennachkommen.

Wenn der Fahnentypus das Fehlen gewisser Einheiten bezeichnet, welche die Allseitwendigkeit bedingen, ist es übrigens selbstverständlich, dass aus Kreuzung von Fahnentypen keine allseitwendigen Typen hervorgehen können, ebensowenig wie aus Kreuzung von weissspelzigen Sorten schwarz- oder gelbspelzige entstehen können. Wenn es sich durch fortgesetzte Untersuchungen herausstellen würde, dass bei Kreuzungen von Fahnentypen niemals allseitwendige Typen ausgespaltet werden, so würde dies ein weiterer Beweis dafür sein, dass der Fahnentypus das negative Glied des Merkmalspaares darstellt, d. h. das Fehlen von Einheiten für Allseitwendigkeit bezeichnet.

Zusammenfassung der Untersuchungen über den Rispentypus.

Die jetzt erörterten Untersuchungen über den Rispentypus haben gezeigt, dass es für die allseitwendig abstehende Stellung der Rispenäste ebenso wie für gewisse Farbenmerkmale mehrere selbständig spaltende Einheiten giebt.

Der einseitwendige Fahnentypus bezeichnet das Fehlen sämtlicher Einheiten für die Allseitwendigkeit.

Der vom Fahnentypus am wenigsten abweichende Steifrispentypus, mit schräg aufwärtsstehenden Hauptästen, ist im allgemeinen durch den Besitz einer Einheit für die Allseitwendigkeit gekennzeichnet.

Wo mehrere Einheiten für die Allseitwendigkeit vorhanden sind, entstehen die stark ausgebreiteten lockeren Rispentypen mit horizontal abstehenden—schlaff herunterhängenden Ästen. Zwei Einheiten zusammen ergeben im allgemeinen einen stärker ausgebreiteten Rispentypus als jede für sich allein.

Durch Kreuzung zweier Sorten, die je eine Einheit für die Allseitwendigkeit besitzen, können also als Neuheiten einerseits Fahnentypen entstehen, andererseits aber auch Rispentypen, die stärker ausgebreitet sind als die der beiden Eltern. Es entstehen m. a. W. in beiden Richtungen Überschreitungen der Elterneigenschaften.

Über die Wirkung der einzelnen Einheiten ist noch wenig bekannt. Es scheint jedoch aus gewissen Fällen hervorzugehen, dass sie verschiedene Wirkung haben. Da nun z. B. von drei Einheiten, die sicher konstatiert worden sind, 8 homozygote = konstante Kombinationen gebildet werden, darunter 1 einseitwendige, 7 allseitwendige, so ist es einleuchtend, dass aus relativ wenigen Einheiten eine grosse Zahl von verschiedenen erblichen Rispentypen hervorgehen kann. Die zahlreichen charakteristischen erblichen Rispentypen, die man unterscheiden kann, sind also

nicht als selbständige Variationen zu betrachten, sondern als verschiedene Kombinationen einer relativ geringen Zahl von Einheiten.

Die Einseitwendigkeit dominiert im allgemeinen über die Allseitwendigkeit bei den Bastarden Rispe × Fahne. Wir haben hier ein neues Beispiel [1]) dafür, dass die Wirkung der Einheit durch Verbindung mit einer Gamete, bei der die Einheit fehlt, so stark abgeschwächt werden kann, dass die Bastardindividuen von den homozygoten Individuen, bei denen die Einheit in beiden Gameten fehlt, äusserlich nur schwierig oder gar nicht unterschieden werden können.

2. Ährentypus des Weizens.

Die Unterschiede des Ährentypus beim Weizen beruhen bekanntlich grösstenteils auf der Länge der Internodien (Ährendichte). Die Extreme bilden einerseits die Triticum compactum–Formen mit äusserst kurzen Internodien und daher sehr kompakten, gedrungenen Ähren, andererseits gewisse Landesweizenformen mit sehr langen, lockeren Ähren, ebenso wie die Spelzformen. Die Extreme werden aber durch eine ununterbrochene Reihe erblicher Abstufungen kontinuierlich verbunden.

Es liegt nahe anzunehmen, dass die zahlreichen erblichen Abstufungen der Ährendichte auch nur verschiedene Kombinationen einer relativ geringen Anzahl von Einheiten darstellen, und dass die Merkmalspaare auch hier vom Vorhandensein und Fehlen jeder einzelnen Einheit gebildet werden. Auf diese Weise können die »atavistischen», von den beiden Elternformen stark abweichenden langährigen Typen (Rückschläge) völlig erklärt werden, welche bei den von mir untersuchten Kreuzungen zwischen Tr. compactum–Formen und Formen von mittlerer Ährendichte (wie Squarehead–Formen, Grenadier) mehrmals in ziemlich grosser Anzahl in F_2 gefunden wurden. [2]) Ebenso lässt es sich erklären, dass Formen mit erhöhter Ährendichtigkeit durch Kreuzung zustande kommen können.

Meine Untersuchungen führen zu der Auffassung, dass zwei Einheiten, von denen die eine z. B. kürzere, die zweite längere Internodien bewirkt, zusammen nicht eine Form mit noch längeren oder kürzeren Internodien, sondern eine Form mit intermediärer Internodienlänge ergeben. Nur unter dieser Veraussetzung lassen sich die Spaltungsverhältnisse der Kreuzungen erklären.

Im unten zitierten Aufsatze habe ich, jedoch nur als eine Andeutung des Weges, dem man zur Erklärung der erwähnten Rückschläge zu folgen hätte, die Annahme aufgestellt, dass dem Tr. compactum eine Einheit zukomme, die besonders hohe Ährendichtigkeit verursacht, und dass eine Form mit mittlerer

[1]) Ein früheres Beispiel bot die gelbe Spelzenfarbe beim Hafer dar (vrgl. S. 37).

[2]) Einige Beispiele dafür habe ich in meinem mehrmals erwähnten Aufsatze in Botan. Notiser 1908 (Einige Ergebn. von Kreuz. etc.) p. 279—283 mitgeteilt. Auch habe ich dort gezeigt, dass aus Kreuzung zweier Formen von mittlerer Ährendichte Formen entstehen können, die entschieden dichtähriger als beide Eltern sind.

Ährendichte eine andere Einheit besitze, die weniger dichte Ähren bewirkt. Durch Kreuzung von Tr. compactum mit der letztgenannten Form müssten dann solche Kombinationen entstehen, die beide Einheiten entbehren und demgemäss den erwähnten sehr lockeren Ährentypus aufweisen.

Weitere Erwägungen haben mich jedoch zu der Anschauung geführt, dass die Erklärung nicht auf diese Weise zu suchen ist. Tr. compactum dürfte im Gegenteil, ebenso wie der Fahnentypus beim Hafer, für den einfacheren durch Fehlen gewisser Einheiten gekennzeichneten Typus zu halten sein. Längere Internodien bezeichnen m. a. W. das Vorhandensein einer oder mehrerer Einheiten, die bei dem Tr. compactum fehlen. Die erwähnten Rückschläge wären dann im einfachsten Falle in folgender Weise zu erklären:

Tr. compactum—Form		Form mit mittlerer Ährendichte
i_1		I_1
|	$\times$	|
i_3		I_3

Von den beiden Einheiten für Internodienlänge ergiebt die eine, I_1, nur wenig längere Internodien, als bei der Tr. compactum–Form vorhanden sind, die zweite, I_3, dagegen viel längere. Beide Einheiten zusammen, $I_1 I_3$, ergeben längere Internodien als I_1, aber kürzere als I_3. Durch Kreuzung mit Tr. compactum müssen dann ausser den beiden Elternkombinationen, $i_1 i_3$ und $I_1 I_3$, als neue Kombinationen $I_1 i_3$ und $i_1 I_3$ entstehen, von denen die letztere den langährigen, atavistischen Typus darstellt.

Die Wirkung der I_3-Einheit, die durch das Vorhandensein der I_1-Einheit nicht voll zum Vorschein kommt, wird also durch die Kreuzung mit Tr. compactum »ausgelöst».

In ähnlicher Weise lässt sich die Tatsache erklären, dass bei Kreuzung zweier Formen von mittlerer Ährendichte ebenfalls stark abweichende langährige Formen in F_2 in ziemlich grosser Anzahl ausgespaltet werden können. Man kann in einem solchen Falle annehmen, dass die beiden gekreuzten Formen eine gemeinsame Einheit, I_3, besitzen, die lange Internodien bewirkt, aber daneben je eine besondere, I_1 resp. I_2, welche in Verbindung mit I_3 kürzere Internodien bewirken. Durch Kreuzung von $I_1 i_2 I_3$ mit $i_1 I_2 I_3$ muss dann die Kombination $i_1 i_2 I_3$ entstehen, bei der nur die lange Internodien bewirkende Einheit vorhanden ist, und die folglich langährig werden muss.

Die Kreuzung von Tr. compactum mit der langährigen Form, $i_1 i_3 \times i_1 I_3$, wird eine einfache monohybride sein; und zwar giebt es unter meinen Kreuzungen Beispiele, wo reine Spaltung in Tr. compactum nebst ein wenig lockreren Ährentypen (die letzteren die Heterozygoten) einerseits und davon scharf getrennte, langährige Typen andererseits stattfindet, und zwar ganz unzweifelhaft nach dem einfachen

monohybriden Verhältniss (3 Tr. compactum und etwas lockrere Ährentypen : 1 langährig).

Wenn die gedrungene Ähre des Tr. compactum das Fehlen gewisser Einheiten bezeichnet, die bei den längeren Ährentypen vorhanden sind, so sollte es auch möglich sein, durch Kreuzung verschiedener Formen mit mittellangen oder langen Ährenintermodien Tr. compactum zu bekommen, ebenso wie aus Kreuzung verschiedener Rispentypen der Fahnentypus hervorgeben kann. Eine Voraussetzung dafür ist jedoch natürlich, dass die gekreuzten Formen keine gemeinsame Einheit besitzen. Bei meinen Kreuzungen verschiedener Formen mit mittellangen oder langen Ähren habe ich Tr. compactum bis jetzt nicht bekommen. Dagegen erhielt Rimpau [1]) durch Kreuzung von Weissem Kolbenspelz mit Rot. deutschem Grannenweizen, beides Formen mit langen, lockeren Ähren, in der dritten Generation ganz abweichende Ähren mit dem echten Tr. compactum–Typus.

Wenn man durch Kreuzung verschiedener Tr. compactum–Formen niemals Formen mit lockeren Ähren, aber aus Formen letzterer Art Tr. compactum erhält, wird dies ein Beweis dafür sein, dass Tr. compactum, ebenso wie der Fahnentypus beim Hafer, den negativen durch Fehlen gewisser Einheiten gekennzeichneten Typus darstellt.

Dass Tr. compactum über langährige Formen dominiert oder prävaliert, was bei meinen Kreuzungen stets der Fall gewesen ist, kann nicht als ein Beweis gegen diese Annahme angesehen werden, denn auch der Fahnentypus prävaliert oder dominiert sogar bisweilen (vrgl. S. 94) über den allseitwendigen Rispentypus. Auch bei den Farben kommt es ja vor, dass die Wirkung der Einheit bei den Heterozygoten nicht oder nur schwach ersichtlich ist: weiss dominiert mehrmals über gelb (vrgl. S. 37).

Eine ausführliche Darstellung des Verhaltens dieser Eigenschaft bei den bisher von mir untersuchten Weizenkreuzungen beabsichtige ich in Teil II dieser Abhandlung zu geben.

Die übrigen bei meinen Hafer- und Weizenkreuzungen untersuchten Merkmale, Begrannung, Behaarung, Grössenmerkmale wie Höhe, Länge der unteren Blütenspelze, Korngrösse, physiologische Merkmale wie Winterfestigkeit, Vegetationsdauer (Reifezeit), Resistenz gegen Gelbrost usw. sollen ebenfalls in Teil II dieser Abhandlung ausführlich behandelt werden. Das Hauptresultat der Untersuchung dieser Eigenschaften ist, dass bei Kreuzungen zweier Abstufungen quantitativer Merkmale neue erbliche (konstantbleibende) Abstufungen, seien es mehr oder weniger stark transgressive, seien es intermediäre, so gut wie regelmässig zustande kommen, was zu zeigen scheint, dass die vielen Abstu-

[1]) l. c. p. 11.

fungen auch hier das Resultat verschiedener Kombinationen einer relativ geringen Anzahl von Einheiten sind. Ich will im übrigen hier nur auf die kurze Darstellung des Verhaltens der genannten Eigenschaften hinweisen, die ich voriges Jahr gegeben habe [1]). Bei gewissen der dort erörterten und bei noch anderen Merkmalen sind die Untersuchungen des bis 1908 vorliegenden Versuchsmateriales noch nicht ganz abgeschlossen. Das Kapitel über Begrannung liegt fertig vor, konnte aber wegen Zeitmangels hier nicht herangezogen werden. Ein Hinweis S. 40 bezüglich des Zusammenhanges von Spelzenfarbe und Begrannung bezieht sich auf dieses Kapitel. Als dieser Hinweis gegeben wurde, gedachte ich noch das Begrannungskapitel in diesen Teil aufnehmen zu können.

[1]) Einige Ergebn. von Kreuz. bei Hafer und Weizen. Botan. Notiser 1908, p. 257—294.

Zusammenfassung und allgemeine Schlussfolgerungen.

Eines der Hauptergebnisse der bis jetzt erörterten Untersuchungen ist, dass die tatsächlich vorhandenen, unter einander unabhängigen, selbständig spaltenden Einheiten zahlreicher sein können, als aus den äusseren Merkmalen zu schliessen ist. Freilich wird erst die Besprechung sämtlicher übrigen untersuchten Merkmale im zweiten Teil dieser Abhandlung, wobei auch z. B. Grössenmerkmale und physiologische Merkmale behandelt werden sollen, diesen Gegenstand in ein besseres Licht stellen können. Aber schon aus den hier behandelten Merkmalen geht hervor, dass die wirklichen Einheiten von den äusseren Merkmalen genau unterschieden werden müssen.

Man hätte z. B. unmöglich im voraus sagen können, dass die Haferform 0668 (vrgl. S. 35) zwei Einheiten für die schwarze Spelzenfarbe besitzt (die jede für sich die schwarze Farbe bewirken), während bei anderen Formen nur eine Einheit vorhanden ist; denn die schwarze Farbe kann in beiden Fällen ganz gleich sein. Ebensowenig hätte man im voraus wissen können, dass die rote Kornfarbe des Schwed. Sammetweizens (vrgl. S. 71) aus drei Einheiten besteht, während andere Formen nur eine Einheit besitzen. Bei der Hafersorte 0202 besteht die Ligula aus nur einer Einheit, während bei 0950, allem Anschein nach, vier Einheiten für das Ligulamerkmal vorhanden sind. Auch dies geht aus der äusseren Beschaffenheit der Ligula durchaus nicht hervor; zwar ist die Ligula bei 0950 durchschnittlich ein bisschen länger, kräftiger, die Differenz ist aber so unbedeutend, dass man daraus unmöglich etwas hätte schliessen können. Höchstens hätte man vielleicht vermuten wollen, dass die etwas längere Ligula der 0950 in einer Einheit von derjenigen der 0202 verschieden wäre, aber selbst eine solche Annahme wäre gar nicht notwendig, seitdem man weiss, dass, wenn auch nur eine Einheit vorhanden ist, der Grad der Ausbildung des betreffenden Merkmales erblichen Schwankungen unterliegen kann; auch bei gewöhnlicher monohybrider Spaltung entstehen mehrere verschiedene erbliche Abstufungen, z. B. der schwarzen Spelzenfarbe (vrgl. S. 22). Die Beschaffenheit der Ligula lässt also nicht vermuten, dass im einen Falle eine einfache Einheit, im anderen ein Einheitskomplex vorhanden ist; nur Kreuzung mit einer ligulalosen Form hat dies aufdecken können.

Aus den äusseren Merkmalen lässt sich also nichts Sicheres über die wirklichen Einheiten erschliessen. Etwa dieselbe Ausseneigenschaft kann von verschiedenen selbständigen Einheiten bedingt sein. Aus dieser Tatsache können andere wichtige Schlussfolgerungen gezogen werden.

Es ist offenbar, dass s. g. Sprungvariationen einer Eigenschaft einfach dadurch zustande kommen können, dass zwei Individuen sich vereinigen, die zwar in der betreffenden Eigenschaft einander ähnlich sind, aber doch für diese Eigenschaft verschiedene Einheiten besitzen. Z. B. aus der Vereinigung zweier schwarzspelzigen Individuen, die einander so ähnlich sehen, dass die Differenz nur als eine kleine individuelle anzusehen ist, können weissspelzige hervorgehen (vrgl. S. 32). Auf diese Weise können also aus einer bis jetzt (so weit man sehen kann) »konstanten» Sorte ganz abweichende Individuen entstehen, die zunächst als Sprungvariationen erscheinen müssen. Aus der Vereinigung zweier Formen, deren Rispentypen einander so ähnlich sind, dass sie, wenn die beiden Formen gemischt wüchsen, nur als individuelle Variationen desselben Typus zu bezeichnen wären, können ganz abweichende Fahnentypen hervorgehen (vrgl. 0408 × 0450 S. 97), weil der Rispentypus der beiden Formen von verschiedenen Einheiten bedingt ist. Aus der Vereinigung zweier Formen von etwa demselben Ährentypus können ganz verschiedene langährige Typen (vrgl. S. 105) entstehen usw.

Wenn mehrere Einheiten für eine Eigenschaft vorhanden sind, wird die Möglichkeit des Zusammentreffens extremer[1]) Gameten gleicher Art geringer. In einer gemischten Rasse, deren Individuen überwiegend mehrere gemeinsame Einheiten besitzen, ist die Möglichkeit der Vereinigung solcher Individuen, die in mehreren Einheiten verschieden sind, an sich nicht gross, und stark abweichende Sprungvariationen werden daher nur selten, sporadisch entstehen. Je grösser die Individuenzahl, desto grösser jedoch natürlich auch die Aussicht, stark abweichende Kombinationen zu erhalten.

Es ist demnach wohl nicht unwahrscheinlich, dass viele Sprungvariationen, vor allem bei fremdbestäubenden Pflanzen, eben nur Neugruppierungen schon vorhandener Einheiten sind und nichts wirklich Neues bezeichnen, besonders in solchen Fällen, wo sie regressiver[2]) = atavistischer Natur sind. Es ist offenbar, dass eine Kombination, bei der sämtliche Einheiten fehlen, eine sehr auffallende Abweichung oder Sprungvariation bezeichnen kann. Dass sie von Anfang an konstant sein muss, ist auch selbstverständlich, sobald sie von gleichartigen Gameten ausgeht.

Natürlich können daneben durch weniger starke Umgruppierung der Einheiten, z. B. wenn nicht alle Einheiten wegfallen, auch kleinere, weniger auffallende Abweichungen zustande kommen; bei Kreuzung von Weizenformen mit etwa gleicher

[1]) d. h. solcher, bei denen alle Einheiten fehlen oder alle zugleich auftreten.

[2]) Vrgl. Korschinsky, Heterogenesis und Evolution. Flora, Ergänzungsband 1901, p. 347.

Ährendichte werden neue Formen hervorgebracht [1]), die zwar deutlich dichtähriger als beide Eltern sind, aber doch nicht so diskontinuierlich sprungartig getrennt erscheinen, wie z. B. Tr. compactum, wenn dieses aus Kreuzung zweier langährigen Formen entsteht (vrgl. S. 106).

Doch, die Abweichungen mögen grösser oder kleiner sein, die Hauptsache ist hier nochmals zu betonen, dass durch Neugruppierung schon vorhandener Einheiten (durch Vorhandensein oder Fehlen derselben) aus einem scheinbar gleichförmigen, d. h., wie es scheint, nur gewöhnlicher fluktuierender Variation unterliegenden Bestande von Anfang an konstante Sprungvariationen entstehen können, und dies dank dem Umstande, dass es verschiedene selbständig spaltende (d. h. mit ihrem Fehlen Merkmalspaare bildende) Einheiten giebt, die jede für sich allein eine nur wenig verschiedene Wirkung haben oder die in gewissen Verbindungen etwa dieselbe äussere Eigenschaft ergeben können, wodurch eine scheinbare Gleichförmigkeit zustande kommt.

Eine zweite Schlussfolgerung, die aus der Tatsache gezogen werden kann, dass verschiedene Einheiten ungefähr dieselbe äussere Wirkung haben können, ist aber umgekehrt, dass Einheiten sehr gut ganz spontan, d. h. ohne Zusammenhang mit Kreuzungen, entstehen oder wegfallen können, ohne dass man dies äusserlich konstatieren kann. Wenigstens in Bezug auf gewisse Ligulaeinheiten würde man gewiss nicht durch äussere Beobachtung ein spontanes Entstehen oder Wegfallen derselben feststellen können; nur Kreuzungen konnten ja zeigen, ob eine oder mehrere Einheiten bei einer Form vorhanden waren. Wenn ein braunähriges Individuum wirklich spontan (d. h. nicht als Folge natürlicher Kreuzung mit einer braunährigen Sorte) in einer weissährigen Sorte entsteht, so bekommt man freilich keine neue äussere Eigenschaft, denn die braune Farbe als solche ist ja schon bei der Art vorhanden; dagegen ist es nicht unmöglich, dass eine neue oder wenigstens mit den bisher konstatierten nicht identische Einheit vorliegt.

Über die wirkliche Entstehungsweise der verschiedenen, tatsächlich vorhandenen selbständigen Einheiten für dieselbe äussere Eigenschaft, wie rote Kornfarbe des Weizens, Ligula usw., lässt sich jedoch gegenwärtig wenig sagen. Vielleicht könnte man sich denken, dass sie durch Aufteilung einer früheren Einheit durch Kreuzung zustande gekommen sind. Es ist jedoch schwer sich vorzustellen, wie eine solche Aufteilung durch Kreuzung erfolgen sollte. Angenommen, dass sich nicht immer reine, alternativ verschiedene Gameten im Mendelschen Sinne bildeten, sondern dass gewisse Gameten, wenn man so sagen darf, nur einen Teil der Einheit bekämen, dann könnte sich freilich eine Abschwächung in der Wirkung der Einheit denken lassen; unverständlich bliebe aber noch, wie eine Verbindung solcher Gameten, bei denen mehr oder weniger z. B. von der schwarzen Farbe vorhanden wäre, Individuen ergeben könnte, bei denen die Farbe vollständig

[1]) Vrgl. meinen Aufsatz: Einige Ergebn. von Kreuz. etc. Botan. Notiser 1908, p. 281.

fehlt. Das muss aber bei der Verbindung zweier Gameten der Fall sein, die je eine selbständige Farbeneinheit besitzen. Es giebt jedenfalls keine Tatsachen, die zu dem Schluss berechtigen, dass die erwähnten Einheiten derselben Farbenart usw., obwohl in ihrer Wirkung qualitativ nicht different, auf andere Weise entstanden seien als die qualitativ differenten Einheiten für verschiedene Farbenarten wie die schwarze und die gelbe Farbe. Wie es die Kreuzungen deutlich zeigen, verhalten sich die ersteren Einheiten bezüglich der Spaltung ebenso regelmässig wie die letzteren. Die empirisch erhaltenen Zahlenverhältnisse lassen sich in beiden Fällen fast überall befriedigend erklären, wenn man annimmt, dass jede Einheit unabhängig von den anderen mit ihrem Fehlen ein Merkmalspaar bildet, d. h. dass die Spaltung stets eine Aufteilung in Gameten mit der Einheit und ohne dieselbe bezeichnet. Die wenig differenten Einheiten verhalten sich überall ebenso vollkommen unabhängig von einander wie die stark differenten. Man muss daher zu dem Resultat kommen, dass auch die Entstehungsweise der verschiedenen Arten von Einheiten dieselbe ist.

Als sehr wichtig ist dabei hervorzuheben, dass sich dieselbe Form bei Kreuzung mit anderen Formen in Bezug auf die Spaltungsweise einer bestimmten Eigenschaft immer gleich verhalten hat; wenigstens sind keine sicheren Ausnahmen davon konstatiert worden. Z. B. die braune Weizensorte 0728, welche bei Kreuzung mit einer gewissen weissen Sorte durch die Spaltungsweise sich im Besitz von zwei Einheiten für die braune Farbe erweist, verhält sich bei Kreuzung mit mehreren anderen weissen Sorten auf ganz dieselbe Weise (vrgl. S. 60—61). Haferformen, die in monohybrider Weise spalten, zeigen nirgends andere, z. B. dihybride, Spaltung bei Kreuzung mit anderen Sorten. Die Sorte 0950 zeigt bezüglich des Rispentypus bei Kreuzungen mit verschiedenen Fahnentypen dasselbe Verhältniss (vrgl. S. 95) usw. Auch die verschiedenen Linien derselben Kreuzung (d. h. zwischen denselben Elternformen) haben sich mit nur einer noch nicht aufgeklärten Ausnahme (der Sommerweizenkreuzung 0201 × 0715, S. 58) stets gleich verhalten. Zwar bleibt noch übrig, mehrere Formen, welche in di- oder trihybrider Weise gespaltet haben, aber nur mit einer Form gekreuzt worden sind, auf ihr Verhältniss bei Kreuzung mit anderen Formen zu prüfen. Wenn aber auch die Untersuchungen in diesem Punkt noch nicht als abgeschlossen zu betrachten sind, so scheint doch aus den bis jetzt gewonnenen Tatsachen ganz zweifellos hervorzugehen, dass es gar nicht zufällig ist, ob die Spaltung in dieser oder jener Weise stattfindet, sondern dass die Spaltungsweise stets vom Vorhandensein einer bestimmten Zahl von Einheiten bedingt ist. Die volle Selbständigkeit auch der in ihrer Wirkung wenig verschiedenen Einheiten geht nicht zum wenigsten daraus hervor, dass dieselben Einheiten in verschiedenen Fällen sich gleich unabhängig von einander verhalten, sodass die Spaltung stets in derselben Weise verläuft.

Es kann also als festgestellt gelten, dass eine Form mehr Einheiten für eine gewisse Ausseneigenschaft als eine andere besitzen kann. Durch Kreuzung können ursprünglich nur getrennt vorkommende Einheiten in eine Form vereinigt werden

und auf diese Weise Anhäufungen von Einheiten zustande kommen. Es ist also gar nicht nötig vorauszusetzen, dass die Einheiten von Anfang an vereinigt seien und später durch Kreuzungen verteilt werden, und auch nicht dass ein successives Entstehen neuer Einheiten notwendigerweise an das Vorhandensein älterer gebunden sei, sodass eine Vermehrung der Einheitszahl nur von selbst, ohne Kreuzungen, stattfinde. Wahrscheinlicher ist, dass die Einheiten ganz unabhängig von einander bei verschiedenen Individuen entstehen, und dass dieselben später durch Kreuzung vereinigt werden. Doch können nur künftige Forschungen nähere Aufklärung darüber geben. Es giebt meines Erachtens bei den Getreidearten einzelne, ganz unbestreitbare Beispiele dafür, dass Einheiten durch Mutation einzelner Gameten entstehen.[1]) Da also nur einzelne seltene Individuen die neue Eigenschaft bekommen, werden wohl im allgemeinen verschiedene Einheiten bei verschiedenen Individuen entstehen müssen, und nur durch Kreuzung können in einem solchen Falle die Einheiten in einem Individuum vereinigt werden.

Tatsache ist es jedenfalls, dass schon vorhandene, aber bei getrennten Individuen vorkommende Einheiten durch Kreuzung vereinigt werden können. Wenn diese Einheiten für sich allein oder in Verbindung mit einander eine nützliche Wirkung haben, ist es offenbar, dass infolge Anhäufung derselben durch Kreuzungen eine Anpassung eintreten kann. Ich glaube, die Bedeutung der Fremdbestäubung in der Natur zu einem wichtigen Teil eben darin erblicken zu können, dass durch dieselbe bessere Kombinationen schon vorhandener oder neu entstehender Einheiten ermöglicht werden, wodurch erbliche Anpassungen an die Lebensbedingungen zustande kommen[2]).

Schon die Farbenmerkmale geben in dieser Hinsicht Anlass zu gewissen Bemerkungen. Es ist bei der Besprechung der Kreuzungen an mehreren Stellen hervorgehoben worden, dass diejenigen Formen, welche mehrere Farbeneinheiten zugleich besitzen, direkt aus alten Landesrassen herstammen, welche von seiten der Züchter keine Veränderungen durch Kreuzungen mit anderen Rassen erfahren haben. Sämtliche untersuchte schwarzspelzige Haferformen aus alten skandinavischen Landesrassen, wie Ölandshafer, Nordfinnischer Hafer, Nordlandshafer, haben sich im Besitz der grauen Farbeneinheit neben der schwarzen gezeigt (vrgl. S. 28). Die Sorte 0668, aus Nordlandshafer getrennt, besitzt zwei Einheiten für die schwarze Farbe

[1]) Es entstehen bei verschiedenen Haferformen ab und zu einzelne Mutationen mit gewissen Eigenschaften des Wildhafers, für welche ein Ursprung durch natürliche Kreuzung ganz ausgeschlossen ist, und die auch nicht, wenigstens so weit gegenwärtig entschieden werden kann, durch Umgruppierung von Einheiten erklärt werden dürfen. Diese Abänderung bezeichnet eine Einheit; die Spaltung erfolgt in einfacher monohybrider Weise. Vrgl. meinen Aufsatz: Om hafre. sorters konstans. Sver. Utsädesfören. Tidskr. 1907, p. 228. Ref. in Journ. f. Landwirtsch. 1908, p. 303.

[2]) Vrgl. näheres in meinem Aufsatze: Einige Ergebn. von Kreuz. etc. Botan. Notiser 1908, p. 291.

und daneben die graue Farbeneinheit (vrgl. S. 29). Eine aus dem im mittleren Schweden von alters her angebauten schwarzen Rispenhafer getrennte Form, 01004, ist freilich nicht mit weissen Sorten gekreuzt worden, hat aber, ebenso wie die Form 0670 (vrgl. S. 29), welche tatsächlich die graue Farbe nebst der schwarzen besitzt, grauspelzige Abweichungen gezeigt (möglicherweise infolge natürlicher Kreuzung mit weissen Sorten), und dürfte demnach ohne Zweifel die graue Farbe nebst der schwarzen besitzen. Beim Weizen zeigen solche braunährigen Formen, die aus weissen Sorten getrennt worden sind, die einfache monohybride Spaltung, d. h. sie besitzen nur eine Einheit: die Winterweizensorte 0705 mit nur einer Farbeneinheit stammt aus dem weissen Schwed. Sammetweizen her. Die Sommerweizensorte 0740, welche aus einer alten Landessorte mit überwiegend braunen Ähren herstammt, besitzt dagegen zwei Farbeneinheiten. Im mittleren Schweden giebt es stark gemischte Winterweizenrassen, die ich untersucht habe, mit einem hohem Prozentsatz brauner Individuen. Die Form 0728 und Uppl. braun. Landesweizen, bei denen zwei Einheiten für die braune Farbe vorhanden sind, gehören zu diesen Weizenrassen. Die am tiefsten braune mir überhaupt bekannte Form habe ich aus einer solchen alten Rasse isoliert; diese ist aber noch nicht durch Kreuzung untersucht worden. Ich halte es nicht für unmöglich, dass man bei fortgesetzten Untersuchungen noch mehr als zwei Einheiten für die braune Farbe in einer Form vereinigt finden wird. Bei dem von alters her im mittleren Schweden angebauten Schwed. Sammetweizen giebt es ja drei Einheiten für die rote Kornfarbe.

Wir haben gesehen (S. 74), dass die Formen mit mehreren Einheiten für die Kornfarbe denjenigen Formen gegenüber, wo nur eine Einheit vorhanden ist, oder wo sämtliche Farbeneinheiten fehlen, einen Vorteil darin besitzen, dass die Samen vor vorzeitiger Keimung in der Luft besser geschützt sind. Man kann sich deshalb des Eindrucks nicht erwehren, dass auch die übrigen Pigmenteinheiten eine bestimmte Rolle spielen, und dass diejenigen Formen, welche mehrere Einheiten besitzen, in irgend einer Weise besser angepasst sind. Ist dies der Fall, so ist es nicht auffällig, dass eben die alten, lange ohne züchterische Eingriffe angebauten Landesrassen im allgemeinen mehrere Einheiten besitzen; denn die weniger angepassten Formen mit keinen oder wenigen Pigmenteinheiten können im Laufe der Zeiten allmählich prozentisch abgenommen haben und zuletzt sogar ganz verschwunden sein, wie ja auch z. B. in einem Gemisch von mehr oder weniger winterfesten Formen in einem härteren Klima die winterfesteren Formen tatsächlich mit der Zeit zunehmen. Die alten Landesrassen sind in verschiedener Hinsicht akklimatisiert worden; »anspruchslos» und »sicher» sind die Epitheta, mit denen man die Anpassung alter Landesrassen bezeichnet. Die Winterweizenrassen in strengem Klima besitzen einen hohen Grad von Winterfestigkeit, die Landesrassen der nördlichsten getreidebauenden Gegenden sind sehr frühreif usw. Diese Eigenschaften sind treu erblich und halten sich durchaus beim Anbau in anderem Klima.

Das Verhalten der Landesrassen in Bezug auf die Pigmenteinheiten ist insofern von besonderem Interesse, als man dank den hier noch relativ leicht aufklärbaren

Spaltungsverhältnissen bei Kreuzungen bestimmt nachweisen kann, dass eine Anpassung durch Anhäufung von selbständigen, unter einander unabhängigen Einheiten zustande kommt (vrgl. S. 75). Man wird schon dadurch dahin geführt, auch z. B. die erblichen Differenzen an Winterfestigkeit als das Resultat des verschiedenartigen Zusammentretens mehrerer selbständigen Einheiten zu betrachten, eine Annahme, die auch durch die Spaltungsweise dieser Eigenschaft bei Kreuzungen gestützt wird (näheres darüber in Teil II dieser Abhandlung). Man versteht aber dann auch, weshalb eine Akklimatisation nur allmählich eintreten kann. Eine Anhäufung der bei verschiedenen Individuen vorhandenen oder event. neuentstehenden Einheiten ebenso wie ein Abnehmen der weniger angepassten Individuen kann natürlich nur ganz allmählich erfolgen. Die beiden Faktoren arbeiten sozusagen Hand in Hand; durch Verschwinden der weniger angepassten Individuen wird natürlich die Möglichkeit immer grösser, dass die besser angepassten sich mit einander kreuzen können, und auf diese Weise kann eine allmähliche Anhäufung der Einheiten zustande kommen. Dass eine den Lebensbedingungen entsprechende vorteilhafte Umgruppierung der Einheiten[1]) sich bei den fremdbestäubenden Pflanzen weit schneller vollziehen kann als bei den normal selbstbestäubenden, wo natürliche Kreuzungen nur in geringem Masse eintreten, liegt auf der Hand; aber auch bei den letzteren darf die Bedeutung der, wenn auch seltenen, Kreuzbefruchtung für eine zweckmässige Verbindung vorhandener Einheiten nicht unterschätzt werden.

Mit dem obigen ist aber nicht gesagt, dass nicht schon bei dem spontanen Entstehen (oder Wegfallen) der Einheiten die Tendenz zur Anpassung bestände. Aber wenn die Einheiten nur bei einzelnen Individuen spontan entstehen (bezw. wegfallen), ist jedenfalls die Kreuzbefruchtung ein Hilfsmittel, um die Anpassung zu fördern. Dass durch verschiedene Kombinationen der Einheiten bessere und schlechtere Formen entstehen können, wodurch die erbliche Variation richtungslos erscheint, ist natürlich eine ganz andere Sache, als dass schon das Zustandekommen der Einheiten zufällige oder richtungslose Abänderungen bezeichnen sollte. Meines Erachtens muss weit mehr über die Entstehung der Einheiten bekannt werden, um ein tieferes Eindringen in diese Frage zu gestatten.

Über die Ursachen des Entstehens der Einheiten ist nichts bekannt. Ob die entstehenden Einheiten wirklich neu sind, ist wieder eine Frage, welche nach Beantwortung verlangt. Die Tatsache ferner, dass, wie es scheint, dieselbe Einheit mehrmals entsteht, verdient besondere Beachtung, ebenso wie die bekannte parallele erbliche Variabilität, die verschiedene Arten zeigen.

Die Erkenntniss, dass es schwach differente Einheiten giebt, die ebenso selbständig sind wie die stärker differenten, hat für das Verständniss der individuellen erblichen Variation überhaupt Bedeutung. Die Untersuchungen haben gezeigt, dass z. B. die verschiedenen Einheiten derselben Farbenart etwas verschiedene, stärkere oder schwächere Wirkung haben können, wenn auch die Differenzen

[1]) sei es durch Anhäufung oder Wegfallen derselben; eine Anpassung kann gewiss auf beiderlei Weisen stattfinden (vrgl. die Einleitung, S. 13).

nicht so gross sind, dass man im voraus darauf schliessen könnte, dass sie durch verschiedene selbständige Einheiten hervorgerufen waren. Merkwürdig wäre es auch, wenn es verschiedene Einheiten mit ganz derselben Wirkung gäbe. Differenzen sind wohl immer da, obgleich diese für unsere Auffassung sehr unbeträchtlich erscheinen können. Ferner hat es sich nachweisen lassen, dass zwei Einheiten zusammen eine kräftigere Farbe, eine Rispe mit stärker abstehenden Ästen usw. als jede Einheit für sich allein bewirken.

Es ist also tatsächlich erwiesen worden, dass neue erbliche Abstufungen einer Eigenschaft durch Neukombination derselben Einheiten zustande kommen können. Solche Abstufungen bezeichnen keine selbständig entstandenen Variationen, sondern nur neue Gruppierungen schon vorhandener Einheiten. Von relativ wenigen Einheiten kann eine grosse Zahl konstantbleibender Abstufungen gebildet werden. Wenn es mehrere selbständige Einheiten für eine Eigenschaft giebt, die an sich nur wenig verschiedene Wirkung haben, so kann durch deren verschiedenes Zusammentreten selbstverständlich eine völlig kontinuierliche Variation zustande kommen; es kann eine ununterbrochene Reihe von Abstufungen gebildet werden, die jedoch jede für sich ganz konstant sind.

Zwischen der kontinuierlichen, durch weniger differente Einheiten, und der diskontinuierlichen, durch stärker differente Einheiten gebildeten Variation ist deshalb meines Erachtens keine Grenze zu ziehen, denn die Einheiten sind in beiden Fällen gleich selbständig, und die von denselben gebildeten Kombinationen = Formen müssen gleich konstant bleiben, mögen die Unterschiede derselben gross und auffallend oder nur sehr klein und undeutlich sein. Die wahre Kluft besteht wohl statt dessen zwischen der durch Kombination verschiedener selbständigen Einheiten gebildeten Variation einerseits (mag diese diskontinuierlich oder kontinuierlich sein) und derjenigen kontinuierlichen Variation andererseits, die jede Einheit in ihrer Wirkung je nach wechselnden äusseren Verhältnissen zeigen kann.

Schon Nägeli [1]) hat die Differenz dieser beiden Arten von Variation scharf hervorgehoben. Nach ihm ist zwischen den individuellen Verschiedenheiten, den Standorts- oder Ernährungsmodifikationen, innerhalb der einzelnen Form einerseits und der phylogenetischen Variation andererseits genau zu unterscheiden. Die ersteren »sind die Masse, zwischen denen die Individuen hin und her schwanken, und über die sie nicht hinaus können» (p. 314). Solche Differenzen können zwar, wenn die äusseren Faktoren stark wechseln, sehr gross werden, aber »sie bewegen sich innerhalb der ontogenetischen Elastizitätsgrenze» (p. 238) und sind nicht erblich. Die Nichterblichkeit solcher individuellen Fluktuationen ist seitdem namentlich durch die exakten Untersuchungen Johannsens [2]) erwiesen worden.

Bei *Hieracium* hat aber Nägeli auch die kontinuierliche erbliche Variation deutlich charakterisiert (p. 239—240): »Eine Sippe mit zahlreichen Formen, besonders wenn diese in einander übergehen, heisst variabel, und ein Merkmal, das sich

[1]) Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884.
[2]) Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena 1903.

allmählich abstuft, wird als ein veränderliches bezeichnet; man sollte aber in diesen Fällen bloss von Vielförmigkeit sprechen. . . . . Man kann zwischen manchen Hieracienarten aus Exemplaren verschiedener Standorte eine ununterbrochene Reihe herstellen, so dass man von einem gleitenden Übergang von der einen zur andern Art sprechen darf. Man hat aber Unrecht, dies als Veränderlichkeit zu bezeichnen, denn jedes einzelne Glied der Reihe bringt eine ganz gleiche Nachkommenschaft hervor und verhält sich bei der Fortpflanzung durch eine Reihe von Generationen ebenso konstant als eine Pflanzenart, die durch keine Übergangsglieder mit anderen Arten zusammenhängt.»

Gerade so verhält es sich auch mit den zahllosen erblichen Formen, die bei den selbstbestäubenden Getreidearten getrennt werden können. Die Unterschiede sind grösstenteils nur quantitativ, d. h. bezeichnen verschiedene Abstufungen; wie gering sie aber auch sein mögen, halten sie sich doch bei fortgesetztem Anbau und trennen die Formen für immer von einander.

Eine solche grosse Vielförmigkeit ist jedoch keineswegs für die Getreidearten und auch nicht für die kultivierten Pflanzen überhaupt etwas besonders charakteristisches; bei vielen wildwachsenden Gräsern z. B. begegnet man ganz derselben Variation wie bei den Getreidearten: es handelt sich dabei stets um dieselben Differenzen, z. B. bezüglich Farbe, Höhe, Dichte der Ähren, Stellung der Äste in den Rispen, Behaarung, Begrannung der Ährchen, Länge und Form der Blütenspelzen, Frühreife usw. Durch verschiedenes Kombinieren von allerlei Abstufungen solcher Eigenschaften kann eine Unzahl von Formen zustande kommen, jede mit ihrem charakteristischen Gesamttypus, was übrigens nicht merkwürdig ist, da der Gesamttypus eben von dem spezifischen Zusammentreten der zahlreichen unabhängigen Eigenschaften bedingt ist. Bei gewissen Arten wird es jedenfalls äusserst schwierig, wenn nicht unmöglich, sein, zwei Samenindividuen zu finden, die beim Anbau mittelst vegetativer Vermehrung (sei es durch gewöhnliche Teilung oder durch Apogamie) ganz zweifellos zeigen, dass sie dieselbe Kombination, dieselbe Form darstellen.

Da die heterozygoten Verbindungen wohl in den meisten Fällen von den homozygoten verschieden sind, ist nämlich bei den Fremdbestäubern nur eine geringe Zahl von Einheiten nötig, um eine überaus grosse Mannigfaltigkeit hervorzurufen. Schon bei 10 unter einander unabhängigen Einheiten sind ja beinahe 60000 verschiedene Formen möglich, von denen jede bei vegetativer Vermehrung ihren in der Gametenkombination begründeten Charakter behalten wird.

Bei den normal (aber nicht ausschliesslich) selbstbestäubenden Getreidearten wird natürlich die Variation geringer, weil die Heterozygoten nach natürlichen Kreuzungen, wie schon in der Einleitung bemerkt und durch tatsächliche Beispiele (vrgl. S. 65) illustriert worden ist, prozentisch immer seltener werden und zuletzt von einer gewissen Individuenanzahl ausgeschlossen werden müssen. Trotzdem ist es auch hier bei gewissen alten Rassen [1]) kaum möglich, zwei Individuen zu finden,

[1]) Z. B. Propsteierhafer. Meine Untersuchungen über diese Rasse habe ich in dem Auf-

die sich bei separatem Anbau als ganz identisch erweisen [1]), was jedoch wenig befremden wird, da schon die homozygoten Kombinationen auch einer nicht grossen Anzahl von Einheiten so zahlreich sind, dass man nicht leicht dieselbe Kombination zweimal findet. Wenn man eine Anzahl beliebig herausgenommener Individuen einer solchen Rasse separat vermehrt, so stellen ihre Nachkommenschaften, wie ich in dem unten zitierten Aufsatze nachgewiesen habe, bei gewissen Eigenschaften eine ununterbrochene Reihe von Abstufungen dar. Diese erblichen Abstufungen bilden zusammen mit den durch wechselnde äussere Verhältnisse hervorgerufenen nicht erblichen Fluktuationen die individuelle Variabilität, und können von diesen im gemischten Bestande der alten Rasse nur zum Teil unterschieden werden. Zwar können grössere erbliche Differenzen schon an den einzelnen Individuen von den nicht erblichen Fluktuationen oftmals deutlich unterschieden werden, aber die kleineren erblichen Differenzen treten erst hervor, wenn die Individuen seite bei seite vermehrt werden, wodurch man Parzellen bekommt, deren Individuen durchschnittlich gleichen oder annähernd gleichen äusseren Verhältnissen ausgesetzt sind. Nur dadurch wird ersichtlich, dass die stark abweichenden, extremen erblichen Abstufungen durch eine kontinuierliche Reihe von Übergängen verbunden sind.

Die Kreuzungsuntersuchungen zeigen nun den Weg, auf welchem man sich einem Verständniss des Zustandekommens dieser erblichen kontinuierlichen Variation nähern kann. Wenn die heterozygoten Individuen mitgerechnet werden, sind, wie wir S. 34 gesehen haben, von zwei selbständigen Farbeneinheiten, welche etwas verschiedene schwarze Farbe bewirken, schon 8 Abstufungen möglich; von 3 Einheiten können 26 verschiedene Abstufungen entstehen. Bei den fremdbestäubenden Pflanzen und den Tieren sind also sehr wenige selbständige Einheiten nötig, um die von den äusseren Verhältnissen unabhängige Variation zustande zu bringen. Auch bei den Selbstbestäubern sind die konstantbleibenden zahlreichen Abstufungen aus einer relativ geringen Zahl von Einheiten erklärbar. Von 3 Einheiten sind 7, von 4 Einheiten 15 homozygote, d. h. konstantbleibende Abstufungen denkbar usw. Da es, wie meine Untersuchungen zeigen, Einheiten giebt, die für sich allein nur wenig verschiedene Wirkung haben, ist es offenbar, dass auch die homozygote erbliche Variation so kontinuierlich werden kann, dass die erblichen Formen oder s. g. Elementararten vollständig in einander übergehen, was tatsächlich auch der Fall ist. Zwar kann man aus einer Population Elementararten isolieren, die auch an quantitativen Eigenschaften scharf getrennt sind, aber sie werden durch Übergänge vollständig verbunden.

satze: Om lifstyper och individuell variation, in Botan. Notiser 1907, p. 113 (Ref. in Journ. für Landwirtsch. 1908, p. 294), veröffentlicht.

[1]) Es ist aber zu bemerken, dass durch den Eingriff des Menschen die Vielförmigkeit selbstbestäubender Rassen leicht sehr stark verringert werden kann. Schon eine Vermehrung von wenigen Pflanzen aus genügt, um, wenn jede Pflanze homozygot ist und demnach konstante Nachkommenschaft ergiebt, eine grosse Gleichförmigkeit herbeizuführen. Geht die Vermehrung von einer einzelnen homozygoten Pflanze aus, die ja nur eine Kombination darstellen kann, wird die Gleichförmigkeit auf einmal vollständig.

Wir haben jedoch bei den Farbeneigenschaften mehrmals gesehen, dass es nicht nur verschiedene, selbständige Farbeneinheiten sind, die erbliche Abstufungen bewirken. Auch wenn nur eine Farbeneinheit vorhanden ist, kann der Farbegrad sicher nachweisbaren und ziemlich beträchtlichen erblichen Schwankungen unterliegen. Bei Kreuzungen zwischen gefärbten und farblosen Formen werden sogar regelmässig Formen mit verschiedenen erblichen Farbenstufen gebildet, wie in der speziellen Darstellung bei fast allen behandelten Farbenmerkmalen angegeben worden ist. Auch hier würde man vielleicht zuerst an Gametenunreinheit denken wollen. Es sollten Gameten entstehen, die das elterliche Merkmal nicht rein, sondern abgeschwächt an sich trügen. Auf diese Weise könnten zwar die Abschwächungen bei Kreuzungen verständlich werden; unverständlich bliebe aber, dass z. B. aus der Kreuzung einer helleren Nuance der schwarzen Spelzenfarbe beim Hafer mit weiss Formen von tieferer Nuance als bei dem Elter hervorgehen können (vrgl. u. a. S. 29, Kreuzung 0353 × 0691). Solche Verstärkungen widerlegen die Hypothese von der Gametenunreinheit. Dagegen lassen sich sowohl die Abschwächungen wie die Verstärkungen in der Weise erklären, dass die Wirkung der Farbeneinheit seitens anderer Einheiten modifiziert wird. Ob es besondere Modifikationseinheiten giebt, oder ob das Modifizieren einfach eine Folgeerscheinung des Zusammentretens allerlei anderer Einheiten ist, lässt sich gegenwärtig nicht entscheiden. Jedenfalls haben die Kreuzungen den Nachweis erbracht, dass die vielen erblichen Abstufungen auch in diesem Falle keine selbständig entstandenen Variationen bezeichnen, sondern die Resultate des verschiedenen Zusammenwirkens einer Anzahl von Komponenten darstellen. Die Modifikationsabstufungen bilden ebenfalls eine kontinuierliche Reihe.

Eine kontinuierliche erbliche Variation scheint somit auf zwei Weisen zustande kommen zu können, teils durch verschiedenes Kombinieren weniger, unter einander unabhängiger Einheiten, teils durch Modifizieren der Wirkung jeder einzelnen Einheit seitens anderer Einheiten.

Die Spaltung aller untersuchten Merkmale, nicht nur der Farbenmerkmale, sondern auch des Rispen- und Ährentypus und des Ligulamerkmales, beweist die Richtigkeit der Hypothese, dass die Merkmalspaare vom Vorhandensein und Fehlen (oder der Latenz im DE VRIES-schen Sinne) jeder einzelnen Einheit gebildet werden. Für jede einzelne Einheit hat sich das Mendeln herausgestellt. Gegen die Annahme von der Reinheit der Gameten im MENDELschen Sinne spricht kein Fall meiner Kreuzungen.

Verschiedene Abstufungen einer Eigenschaft bilden nicht oder nur scheinbar Merkmalspaare, ebensowenig wie die schwarze und die graue Spelzenfarbe des Hafers ein Merkmalspaar bilden (vrgl. S. 28). Wenn zwei Abstufungen nur in einer Einheit verschieden sind, wird die Spaltung zwar die einfache monohybride; aber daraus folgt nicht, dass die Abstufungen als solche die antagonistischen Merk-

male darstellen, sondern nur, dass bloss die zwei Abstufungen ausgespaltet werden können, ebenso wie aus einer Kreuzung schwarz+grau × grau nur schwarz und grau ausspalten können.

Bei den hier besprochenen Kreuzungen sind keine anderen Einheiten als diejenigen der Eltern entstanden. In Bezug auf spontanes Entstehen von Einheiten ist nur wenig konstatiert worden, aber nichts spricht dafür, dass ein solches spontanes Entstehen von Einheiten in der Nachkommenschaft von Kreuzungen weniger selten als sonst wäre. Doch können wir erst von der Zukunft die nähere Aufklärung dieser Frage erwarten.

Das Entstehen neuer Eigenschaften bei den Kreuzungen hat sich als eine Folge gezeigt, teils von Umgruppierung derselben Einheiten, wobei auch solche Einheiten hervortreten können, die von anderen verdeckt waren, teils von Verstärkungen, wodurch solche Eigenschaften zum Vorschein kommen können, die zwar vorhanden, aber unter den gegebenen äusseren Verhältnissen nicht sichtbar sind (vrgl. die graue Farbe der Sorte 0501, S. 41). Eine Latenz von Eigenschaften hat sich bei den hier besprochenen Untersuchungen somit auf zweierlei Weisen gezeigt: die betreffenden Eigenschaften können von anderen verdeckt werden oder infolge ungünstiger äusserer Verhältnisse nicht zum Vorschein kommen.

Übersicht über die besprochenen Pedigreesorten.

1. Hafer.

0101, gelbspelzig. Fahnenhafer aus Jaune géant à grappes [1]).
0193, » » » natürl. Kreuzung Propsteier × Schwarz. Tartar. Fahnenhafer.
0196, » » » » » » » Tartar. Fahnenhafer.
0198, » » » » » » » Tartar. Fahnenhafer.
0202, schwarzspelzig. » » Schwarz. Tartar. Fahnenhafer.
0301, Svalöfs Hvitling, weissspelzig. Steifrispenhafer [2]) aus Kanadahafer.
0302, weissspelzig. Steifrispenhafer aus Potatoehafer.
0315, » » » Propsteierhafer.
0351, » » » »
0353, Svalöfs Ligowo II, weissspelzig. Steifrispenhafer aus Vilmorins Ligowohafer.
0375, gelbspelzig. Steifrispenhafer aus Propsteierhafer.
0380, » » » »
0386, Svalöfs Goldregenhafer, gelbspelz. Steifrispenhafer aus Miltonhafer.
0401, » Schwarz. Glockenhafer, Steifrispenhafer aus Schwarz. Tartar. Fahnenhafer.
0408, » » » II, Steifrispenhafer aus Goldregenhafer (wahrscheinl. aus Kreuzung Goldregen × Schwarz. Glockenhafer).
0450, » Schwarz. Grossmogulhafer, Steifrispenhafer aus Schwarz. Tartar. Fahnenhafer.
0487, schwarzspelz. Steifrispenhafer aus 0309 (Form aus Propsteierhafer).
0491, » » » » » » »
0501, grauspelz. Spreizrispenhafer aus der Prov. Småland.

---

[1]) Über die alten Haferrassen, aus welchen die Pedigreesorten gezogen sind, s. ATTERBERG, Neues System d. Hafervarietäten etc., Die landw. Versuchsstationen 1891, p. 171—204, ferner Körnicke und Werner, Handbuch des Getreidebaues, Bonn 1885.

[2]) Über die Benennungen des Rispentypus s. S. 94.

0512, weissspelz. Spreizrispenhafer aus Nordischem Weisshafer aus der Prov. Småland.
0660, schwarzspelz. Spreizrispenhafer aus Nordfinnischem Schwarzhafer.
0668, » » » Nordlandshafer.
0669, grauspelz. » » Grauem Spelzenhafer vom Nordfjord, Norwegen.
0670, schwarzspelz. » » Deutschem Moorhafer.
0680, » » » Mesdaghafer.
0691, » » » Ölandshafer.
0700, weissspelz. Sperrrispenhafer aus Gerstenhafer.
0924, » Schlaffrispenhafer » Nordischem Weisshafer aus der Prov. Dalarne.
0925, » » » Duppauerhafer.
0926, » » » Sechsämterhafer.
0950, » » » Kanadahafer.
01002, schwarzspelz. » » Schwarz. Tartar. Fahnenhafer.

2. Winterweizen.

0103, Tr. compactum–Form aus Schwed. Binkelweizen.
0203, Svalöfs Extra–Squarehead
0234
0235
0290, Svalöfs Extra–Squarehead II } weissährige, rotkörnige, kurz- und dichtährigere
0302 Formen aus Squarehead.
0312
0401
0315, Svalöfs Pudelweizen, behaarte, weissährige, weisskörnige Form aus Squarehead.
0406, » Boreweizen, weissährig, rotkörnig.
0470, weissährige, weisskörnige Form aus Standup–weizen.
0501, Svalöfs Grenadier
0502 } weissährige, rotkörnige, etwas langährigere Formen aus
0504 Squarehead.
0542, aus Grenadier; Ähren etwas lockerer.
0704, weissährige, weisskörnige Form mit langen, ziemlich lockeren Ähren, aus Schonisch. Landesweizen.
0705, Svalöfs brauner Landesweizen, glattährig, weisskörnig, aus Schwed. Sammetweizen.
0712, weissährige Form mit lockeren Ähren aus einem norrländischen Landesweizen.
0728, braunährig, mit lockeren Ähren, aus einem in der Prov. Södermanland angebauten Landesweizen.

3. Sommerweizen.

0201, weissährige Form vom Squareheadtypus, aus Emmaweizen.
0501, » » aus einem amerikanisch. Weizen.
0503, braunährige » » » » »
0504, weissährige » » Emmaweizen.
0510, braunährige » » »
0601, weissährige » » »
0603, braunährige » » »
0702, Svalöfs Kolbenweizen, weissährig, aus Galiz. Kolbenweizen.
0715, braunährige Form aus norwegischem Lerdalsweizen.
0729, braunährige, begrannte Form aus Vilmorins »de Suède».
0740, » » » » einem in der Prov. Dalarne angebauten Landesweizen.
0750, Svalöfs Perlsommerweizen, weissährig, aus Emmaweizen.